

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

LUIZ PAULO DA SILVA

RESOLVENDO A CRISE DE IDENTIDADE DE *OWENIA* (ANNELIDA) NA
COSTA SUL DO BRASIL

CURITIBA

2015

LUIZ PAULO DA SILVA

RESOLVENDO A CRISE DE IDENTIDADE DE *OWENIA* (ANNELIDA) NA
COSTA SUL DO BRASIL

Dissertação apresentada ao curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia.

Orientador:
Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana

CURITIBA

2015

TERMO DE APROVAÇÃO

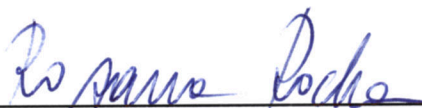
Luiz Paulo da Silva

“RESOLVENDO A CRISE DE IDENTIDADE DE *OWENIA* (ANNELIDA) NA COSTA SUL DO BRASIL”

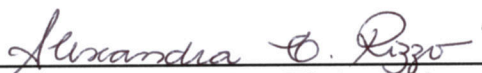
Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Zoologia, do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela seguinte Comissão Examinadora:



Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana
Orientador



Prof. Dr. Rosana Moreira Rocha - UFPR
Membro Interno



Profa. Dra. Alexandra Elaine Rizzo - UFRJ
Membro Externo

Curitiba, 27 de abril de 2015.

AGRADECIMENTOS

Ao Anselmo, meu mentor.

Aos meus tios Ida e Afonso Bittelbrunn pela hospedagem em Curitiba durante o primeiro ano de mestrado, pelas conversas interessantíssimas, pelos passeios, almoços, jantares e cafés da manhã, muito obrigado.

À Tamara e família pela ajuda fundamental durante as coletas em São Francisco do Sul. Vocês são incríveis.

Ao professor Paulo da Cunha Lana, pelos ensinamentos e oportunidades concedidas.

À Vanessa Daga pelo prazer da amizade.

Aos grandes amigos que conquistei em Pontal, Helen Pichler, Estela Pires, Bruno Escobar, Christina Lazzarotto, Thayanne, Nálita e Angel.

À equipe do Laboratório de Bentos pelo apoio e ajuda no que precisei durante a realização desse estudo.

A todos os colegas do Centro de Estudos do Mar/UFPR pelos momentos de descontração.

OBRIGADO!

"I will make inseparable cities with their arms about each other's necks

By the love of comrades"

Walt Whitman

RESUMO

O gênero *Owenia* inclui 21 espécies de anelídeos tubícolas encontrados desde zonas entre marés até profundidades de mais de 2000 metros. Seus tubos característicos são construídos com silte, grãos de areia, fragmentos de conchas, pedaços de plantas e algas aderidos a uma matriz mucosa. Poucos estudos taxonômicos do gênero *Owenia* foram feitos no Brasil e em sua maioria não foram publicados. Nenhum estudo abordando a biologia ou ecologia desses animais foi feito até o presente no país. Este trabalho: (i) inicia a reavaliação do status taxonômico das espécies de *Owenia* do sul do Brasil, descrevendo uma nova espécie, a partir de populações de fundos estuarinos da Baía de Paranaguá (Paraná) e da Baía da Babitonga (Santa Catarina); (ii) avalia a capacidade de seleção e a preferência por diferentes tamanhos de partículas na construção dos tubos por indivíduos adultos da espécie nova. *Owenia* sp. n. é diagnosticada pela coroa com cinco pares de tentáculos, ramificações tentaculares com início próximo ao colarinho, numerosas ramificações próximo à base e ápice da coroa, colarinho retilíneo com fenda lateral pronunciada, dois ocelos ventro-laterais parcialmente cobertos pelo colarinho, ganchos do primeiro segmento abdominal em ângulo de 0° a 90° em relação ao eixo antero-posterior do corpo em fileiras de no máximo 23, nuca regularmente curvada, curvatura dos dentes moderada e escamas longas e finas com transição oval. Animais totalmente removidos de seus tubos são incapazes de construir novos. Adultos mostram uma clara preferência por partículas maiores como areia média e areia grossa. Apesar de capazes de manipular desde areia fina até areia grossa na construção dos tubos, adultos de *Owenia* sp. n. não conseguem utilizar silte-argila. Em situações extremas, os animais podem reconstruir seus tubos utilizando apenas detritos filamentosos. Nossos resultados suportam a ideia de que indivíduos de *Owenia* aumentam a sua capacidade de seleção e preferem partículas cada vez maiores à medida que crescem, embora possam se adaptar a fundos com predominância de partículas menores, como areia fina.

Palavras-chave: *Owenia*. Sul do Brasil. Construção de tubos. Taxonomia.

ABSTRACT

The polychaete genus *Owenia* genus includes 21 species of tube-building annelids, found from the intertidal zone down to 2000 m. Their peculiar tubes are built from silt, sand grains, shell fragments, and plant debris agglutinated to a mucus matrix. There are few taxonomic studies of *Owenia* from Brazilian waters, and most of them are unpublished. There are no available studies on the biology of Brazilian species so far. This study: (i) starts the reassessment of the taxonomic status of *Owenia* in southern Brazil, describing a new species from estuarine bottoms in the Bays of Paranaguá (Paraná) and Babitonga (Santa Catarina); (ii) experimentally assesses the ability of selection and preference for different particle sizes in the construction of tubes by adults of the species. *Owenia* sp. n. is diagnosed by the crown with five pairs of tentacles, tentacle rami arising from a basis near the collar, numerous tentacle rami near the base and apex of the crown, collar straight with a pronounced lateral slit, two ventrolateral ocelli partially covered by the collar, the first abdominal segment hooks at an angle of 0 ° to 90 ° relative to anterior-posterior axis of the body in a maximum of 23 rows, nuchal edge regularly curved, hook teeth with moderate curvature and oval scale transition. Animals completely removed from their tubes are unable to build new ones. Although able to handle from fine sand to coarse sand for tube construction, adult individuals of *Owenia* sp. n. are unable to use silt-clay. Adults show a clear preference for larger particles as medium sand and coarse sand. In extreme situations, animals can rebuild their tubes using only filamentous debris. Our results support the idea that *Owenia* individuals are able to select increasingly larger particles as they grow, although they can live in bottoms with a predominance of small particles, such as fine sand.

Key-words: *Owenia*. Southern Brazil. Tube-building. Taxonomy.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	1
CAPÍTULO 1	5
Resumo.....	5
Introdução	5
Materiais e métodos.....	9
Taxonomia	13
Discussão	22
Referências.....	27
CAPÍTULO 2.....	32
Resumo.....	32
1. Introdução	32
2. Materiais e métodos.....	34
2.1. <i>Proveniência dos animais</i>	34
2.2 <i>Composição mineralógica e granulométrica dos tubos</i>	35
2.3. <i>Avaliação experimental das estratégias de construção de tubos</i>	36
3. Resultados	37
3.1 <i>Composição mineralógica e granulométrica dos tubos</i>	37
3.2. <i>Avaliação experimental das estratégias de construção de tubos</i>	39
4. Discussão	47
Referências.....	51

INTRODUÇÃO GERAL

Atualmente sabe-se que a dispersão de espécies no ambiente marinho é controlada por barreiras como salinidade, temperatura e profundidade (O'Connor et al. 2006; Cowen & Sponaugle, 2009; Correl et al. 2012). Entretanto, por muito tempo prevaleceram as ideias de que estas barreiras não seriam eficazes para impedir a dispersão de espécies com fase larval planctônica de longa duração e que o fluxo genético poderia ser mantido entre populações muito distantes pela movimentação das correntes oceânicas (Scheltema 1986, 1989; Wiedmann 1988; Meister et al. 1994; Néraudeau & Mathey 2000).

Estas percepções equivocadas, associadas com descrições morfológicas inadequadas e pouco informativas, fundamentaram o reconhecimento de muitas espécies presumidamente cosmopolitas de poliquetas, como *Owenia fusiformis* Delle Chiaje, 1844, descrita originalmente para o Mediterrâneo e depois referida para águas de todo o mundo. Esse presumido cosmopolitismo levou à sinonimização de várias espécies do gênero que haviam sido descritas para distintas regiões do planeta, como *Owenia brasiliensis* Hansen, 1882 e *Owenia sundevalli* Kinberg, 1867, ambas descritas para o Brasil e referidas a *O. fusiformis* por Augener (1934) e Hartman (1959) respectivamente. Os demais estudos de *Owenia* no país são basicamente registros ocorrência, sempre sob o nome de *Owenia* sp. ou *Owenia fusiformis*, além de estudos taxonômicos não publicados e que não tomaram quaisquer decisões nomenclaturais válidas.

Além do progressivo questionamento da capacidade de dispersão da larva mitrária, típica da família Oweniidae, revisões taxonômicas recentes incluíram uma série de novos caracteres morfológicos (Koh & Bhaud 2001, 2003; Koh et al. 2003, Martin et al. 2006; Ford & Hutchings 2010), praticamente forçando uma redescrição e reavaliação de espécies de todo o mundo. Segundo Koh & Bhaud (2003), os próprios tubos construídos por *Owenia*, a partir de materiais exógenos como silte, grãos de areia e minerais pesados, teriam valor diagnóstico para separar espécies. De fato, a preferência por certos tipos de partículas durante a construção dos tubos parece diferir entre

espécies, como sugerido experimentalmente (Koh & Bhaud, 2003). Outras avaliações experimentais indicaram que recrutas e juvenis só são capazes de construir tubos em sedimentos com um mínimo de 5% de silte-argila, demandando partículas cada vez maiores à medida que crescem (Pinedo et al. 2000). Porém, não foram feitos até o momento quaisquer estudos para avaliar a capacidade de seleção e a preferência por diferentes tamanhos de partículas por indivíduos adultos.

Constatada esta verdadeira crise de identidade taxonômica, o primeiro capítulo desta dissertação tem como objetivo iniciar a reavaliação do status taxonômico das espécies de *Owenia* no Brasil, descrevendo populações estuarinas coletadas na Baía de Paranaguá (Paraná) e na Baía da Babitonga (Santa Catarina), com base em matrizes modernas de caracteres morfológicos. O segundo capítulo avalia o valor diagnóstico potencial dos tubos, por meio de uma série de tratamentos experimentais de laboratório que testam a capacidade de seleção e a preferência por diferentes tamanhos de partículas por indivíduos adultos.

REFERÊNCIAS

- Augener H. 1934. Polychaeten aus den Zoologischen Museen von Leiden und Amsterdam. IV Schluss. Zoologische Mededeelingen s'Rijks Museum van Natuurlijke Historie Leiden 17:67-160.
- Corell H, Moksnes P.O, Engqvist A, Döös K, Jonsson, P.R. 2012. Depth distribution of larvae critically affects their dispersal and the efficiency of marine protected areas. Mar. Ecol. Prog. Ser. 467: 29–46.
- Cowen R.K, Sponaugle, S. 2009. Larval dispersal and marine population connectivity. Ann. Rev. Mar. Sci. 1: 443–466.
- Ford E, Hutchings P. 2010. An analysis of morphological characters of *Owenia* useful to distinguish species: description of three new species of *Owenia* (Oweniidae: Polychaeta) from Australian waters. Mar. Ecol. 26:181–196.
- Guizien K, Brochier T, Duchêne J-C, Koh BS, Marsaleix P. 2006. Dispersal of *Owenia fusiformis* larvae by wind-driven currents: turbulence, swimming behaviour and mortality in a three-dimensional stochastic model. Marine Ecology Progress Series 311:47–66.
- Hansen.1882. Recherches sur les Annélides recueillies par Mr le Professeur Eduard van Beneden pendant son voyage au Brésil et à la Plata. Mém Acad R Sci Belgique, Bruxelles 44:1-9.
- Hartman O. 1959. Atlas of sedentariate polychaetous annelids from California. Los Angeles: Allan Hancock Foundation, University of Southern California, 812 p.
- Koh B-S, Bhaud MR. 2001. Description of *Owenia gomsoni* n. sp (Oweniidae, Annelida Polychaeta) from the Yellow Sea and evidence that *Owenia fusiformis* is not a cosmopolitan species. VIE ET MILIEU 51: 77-86.
- Koh B-S, Bhaud MR. 2003. Identification of new criteria for differentiating between populations of *Owenia fusiformis* (Annelida, Polychaeta) from different origins: Rehabilitation of old species and erection of new species. VIE ET MILIEU 53:65-95.
- Koh B-S, Bhaud MR, Jirkov I A. 2003. Two new species of *Owenia* (Annelida: Polychaeta) in the northern part of the North Atlantic Ocean and remarks on previously erected species from the same area. Sarsia North Atl Mar Sci 88:175–188.
- Kinberg JH. 1867. Annulata nova. Ofversigt kongl Vetenskaps-Akad Forhandl Stockholm 23:337-357.

Martin D, Koh B-S, Bhaud M, Dutrieux E, Gil J. 2006. The genus *Owenia* (Annelida : Polychaeta) in the Persian Gulf, with description of *Owenia persica* sp. nov. . Org Divers Evol 15:1–21.

Meister C, Alzouma K, Lang J, Mathey B, Pascal, A. 1994. Nouvelles données sur les ammonites du Niger oriental (Ténéré, Afrique occidentale) dans le cadre de la transgression duCénomanién–Turonien. Géobios 27:189–219

Néraudeau D, Mathey B. 2000. Biogeography and diversity of south Atlantic cretaceous echinoids: implications for circulation patterns. Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology 156:71-88.

O'Connor M.I, Bruno J.F, Gaines S.D, Halpern B.S, Lester S.E, Kinlan B.P, Weiss J.M. 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 104, 1266–1271.

Pinedo, S, Sardá, R, Rey, C, Bhaud, M. 2000. Effect of sediment particle size on recruitment of *Owenia fusiformis* in the Bay of Blanes (NW Mediterranean Sea): an experimental approach to explain field distribution. Mar. Ecol. Prog. Ser. 203: 205–213.

Scheltema R. 1986. Long-distance dispersal by planktonic larvae of shoal-water benthic invertebrates among central Pacific Islands. Bull Mar Sci 39:241–256.

Scheltema RS. 1989. Planktonic and non planktonic development among prosobranch gastropods and its relationship to the geographic range of species. In: JS Ryland & PA Tyler editors, Olsen & Olsen. Reproduction, genetics and distribution of marine organisms, Fredensborg, p. 183-188.

Verdier-Bonnet C, Carlotti F. 1997. A model of larval dispersion coupling wind-driven currents and vertical larval behaviour: Application to the recruitment of the annelid *Owenia fusiformis* in Banyuls Bay. Marine Ecology Progress Series 160:217–231.

Wiedmann J. 1988. Plate tectonics, sea level changes, climate — and the relationships to ammonite evolution, pro-obiovincialism, and mode of life. In: Wiedmann J, Kullmann J, editors. Cephalopods. Present and Past. Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung, Stuttgart.

CAPÍTULO 1

Owenia sp. n. (Annelida) do sul do Brasil

Revista pretendida: Marine Biology Research, ISSN 1745-1019, Fator de Impacto = 1.13, Qualis CAPES = B1

LUIZ SILVA^{1*} & PAULO DA CUNHA LANA².

^{1,2}Centro de Estudos do Mar, Universidade Federal do Paraná, Av. Beira Mar s/n, 83255-976, Pontal do Paraná, Paraná, Brasil

Resumo

Owenia fusiformis Delle Chiaje, 1844 foi considerada uma espécie cosmopolita por mais de 150 anos, mas revisões recentes indicam que a espécie está restrita ao Mediterrâneo. Embora o gênero esteja de fato representado por dezenas de espécies em distintas regiões do planeta, este presumido cosmopolitismo continua aceito em parte da literatura taxonômica e ecológica. Há poucos estudos taxonômicos sobre o gênero no Brasil, em sua maioria não publicados. Na tentativa de resolver a verdadeira crise de identidade deste táxon, este trabalho inicia a reavaliação do status taxonômico das espécies de *Owenia* do sul do Brasil, com base em populações de fundos estuarinos coletadas na Baía de Paranaguá (Paraná) e na Baía da Babitonga (Santa Catarina). As descrições foram baseadas em material vivo ou recém-fixado, coletado com pegador de fundo entre dezembro de 2013 e agosto de 2014. O exame sob microscopia ótica e eletrônica resultou no reconhecimento de uma nova espécie. *Owenia* sp. n. é diagnosticada pela coroa com cinco pares de tentáculos, ramificações tentaculares com início próximo ao colarinho, numerosas ramificações próximo à base e ápice da coroa, colarinho retilíneo com fenda lateral pronunciada, dois ocelos ventro-laterais parcialmente cobertos pelo colarinho, ganchos do primeiro segmento abdominal em ângulo de 0° a 90° em relação ao eixo antero-posterior do corpo em fileiras de no máximo 23, nuca regularmente curvada, curvatura dos dentes moderada e escamas longas e finas com transição oval. A descrição de *Owenia* sp. n. reforça a ideia de que *Owenia fusiformis* sensu lato é, de fato, um complexo de espécies muito próximas, mas perfeitamente reconhecíveis mesmo com base em características morfológicas.

Palavras-chave: Poliqueta, Nova espécie, Atlântico Sul, Tubícola

Introdução

Espécies de *Owenia* são anelídeos tubícolas encontrados desde zonas entre marés até mais de 2000 metros de profundidade (Dauvin et al. 1994; Blake 2000). A primeira espécie descrita foi *Owenia fusiformis* Delle Chiaje, 1844 na Sicília, no Mar Mediterrâneo (Koh & Bhaud 2003). A ideia de que a espécie fosse cosmopolita foi lançada por Hartman (1959), ao sugerir que *O.*

artifex Verrill, 1885, *O. tegula* Kinberg, 1866 e *O. sundevalli* Kinberg, 1867 originalmente descritas para distintas localidades do globo, fossem sinonimizadas com *O. fusiformis*. Registros posteriores em todo o mundo fizeram com que a espécie fosse de fato tratada como cosmopolita (Imajima & Hartman 1964; Plante 1967; Ibanez-Aguirre & Solis-Weiss 1986; Gillet 1988). Este status biogeográfico foi reforçado por Dauvin & Thiébaud (1994), que, em sua revisão do gênero, validaram a sinonimização proposta por Hartman e reconheceram como válida, além de *O. fusiformis*, apenas *O. lobopygidiata*, Uschakov 1950. Entre as justificativas apresentadas para o presumido cosmopolitismo de *O. fusiformis* estaria o seu potencial de dispersão larval e a sua capacidade de reprodução em temperaturas muito distintas (McNulty & López 1969; Bhaud 1982).

Mais recentemente, o cosmopolitismo de *O. fusiformis* passou a ser questionado por diversos autores, com base em reavaliações do potencial de dispersão da larva mitrária e em análises mais detalhadas dos caracteres morfológicos diagnósticos (Blake 2000; Koh & Bhaud 2001; Koh et al. 2003; Ford & Hutchings 2010; Guizien et al. 2006; Martin et al. 2006). É sabido que a distribuição de larvas de invertebrados marinhos está sujeita a limites impostos por gradientes oceânicos (O'Connor et al. 2006; Cowen & Sponaugle, 2009; Correl et al. 2012), associados às características do sedimento, competição, clima e salinidade (Bhaud et al. 1978; Bhaud 1998a; Bhaud 1998b; Bhaud 2000a; Koh et al. 2003). Esses fatores podem originar áreas desfavoráveis para o assentamento e recrutamento de espécies com tolerâncias muito distintas (Bhaud 1995; Bhaud 2000a; Bhaud 2000b).

A larva mitrária, característica dos owenídeos, pode permanecer por até 30 dias no plâncton (Wilson 1932; Thiébaud et al. 1992; Thiébaud et al. 1994). Embora este padrão possa sugerir um elevado potencial de dispersão, dados factuais sobre as estratégias de dispersão destes animais ainda são escassos. Modelos de dispersão testados na Baía de Banyuls, na França, sugeriram que o potencial de dispersão das mitrárias é, pelo contrário, muito limitado e não poderia explicar ou fundamentar uma distribuição cosmopolita (Guizien et al. 2006; Verdier-Bonnet & Carlotti 1997).

Por fim, análises mais detalhadas de características morfológicas com valor diagnóstico, até então subestimadas na literatura específica, mostraram

que *O. fusiformis* tem de fato uma distribuição muito mais restrita (Koh & Bhaud 2001, 2003; Koh et al. 2003, Martin et al. 2006; Ford & Hutchings 2010).

Blake (2000) incluiu uma série de novos caracteres morfológicos para diagnose das espécies em uma revisão de *Owenia*. Após comparar exemplares da Califórnia e de locais próximos à localidade tipo de *O. fusiformis*, revalidou *O. collaris* Hartman, 1955 e descreveu uma nova espécie *O. johnsoni* Blake, 2000. Nesse mesmo trabalho, sugeriu que a matriz usual de caracteres diagnósticos das espécies do gênero fosse complementada com análises dos anéis neuropodiais.

Análises dos anéis neuropodiais e das cerdas capilares foram feitas por Koh & Bhaud (2001), comparando exemplares do Mar Amarelo e da Coréia do Sul com exemplares de *O. fusiformis* da Baía de Banyuls, no Mediterrâneo. As diferenças encontradas no número de ramos tentaculares, na distância da base da coroa ao colar, no formato das escamas das cerdas e na forma dos ganchos nos anéis neuropodiais permitiram o reconhecimento de mais uma espécie nova, *O. gomsoni* Koh & Bhaud, 2001.

Koh & Bhaud (2003) estabeleceram uma nova matriz com quarenta e oito caracteres morfológicos para identificação de espécies de *Owenia*. Utilizaram pela primeira vez medidas do tórax, notocerdas capilares e ganchos como características diagnósticas em nível específico. Confirmaram a existência de *O. collaris* Hartman, 1955 e *O. johnsoni* Blake, 2000 e descreveram quatro novas espécies, *O. polaris*, *O. borealis*, *O. petersenae* e *Owenia* sp. nov., não formalmente nomeada naquele momento, mas posteriormente descrita como *O. persica* Martin, Koh, Bhaud, Dutrieux & Gil, 2006 (Martin et al. 2006).

A única revisão do gênero no hemisfério sul foi feita na Austrália (Ford & Hutchings 2010), com o registro de três novas espécies: *O. australis* Ford & Hutchings, 2010; *O. bassensis* Ford & Hutchings, 2010 e *O. mirrawa* Ford & Hutchings, 2010.

Atualmente são conhecidas 21 espécies de *Owenia* (Villalobos-Guerrero 2009), mas apenas onze espécies foram descritas de forma satisfatória, a partir de matrizes de caracteres diversificados e consistentes: *O. fusiformis* Delle Chiaje, 1844; *O. assimilis* Sars, 1851; *O. collaris* Hartman, 1955; *O. johnsoni* Blake, 2000; *O. gomsoni* Koh & Bhaud, 2001; *O. petersenae* Koh & Bhaud,

2003; *O. polaris* Koh et al., 2003; *O. borealis* Koh et al., 2003; *O. australis* Ford & Hutchings, 2010; *O. bassensis* Ford & Hutchings, 2010 e *O. mirrawa* Ford & Hutchings, 2010.

O conhecimento corrente do gênero é muito insatisfatório no Brasil, embora exemplares de *Owenia* sejam constantes ou mesmo abundantes em coletas de fundos estuarinos ou de plataforma. Apesar das revisões mais recentes feitas em outras regiões do globo, permanece a tendência de se manter o nome *Owenia fusiformis* na literatura ecológica ou taxonômica regional. *Ammochares sundevalli* Kinberg, 1867 e *Ammochares brasiliensis* Hansen, 1882, ambas coletadas em fundos rasos de plataforma ainda na segunda metade do século XIX, foram posteriormente referidas a *O. fusiformis* por Augener (1934) e Hartman (1959). Este é o tratamento ainda adotado pelo World Register of Marine Species, que as mantem como sinônimos subjetivos de *O. fusiformis*. É pouco provável que o sejam de fato, mas as descrições originais muito sucintas e as séries-tipos, irreversivelmente deterioradas ou em mau estado de conservação, dificultam uma reavaliação de seu real status taxonômico. Sene-Silva (2003), em sua revisão não publicada do gênero *Owenia* no Brasil, concluiu que exemplares coletados na Baía de Paranaguá, na região sul do país, poderiam corresponder a *O. sundevalli* ou *O. brasiliensis*, mas não tomou ou sugeriu quaisquer medidas taxonômicas. Seguindo as diretrizes taxonômicas adotadas pelos modernos especialistas do grupo e acima relatadas, é necessário que populações de *Owenia* da costa brasileira sejam reavaliadas e eventualmente descritas como novas, ou que *O. sundevalli* Kinberg, 1867 e *O. brasiliensis* Hansen, 1882 sejam revalidadas. Um trabalho ainda não publicado sobre a família no Brasil descreveu quatro novas espécies de *Owenia* em águas profundas até 3300 metros, na Bacia de Campos, no norte do estado do Rio de Janeiro (Teixeira 2012).

A escassez de estudos sobre animais tão comuns e abundantes apenas reforça a necessidade de revisões taxonômicas, tendo como alvo as populações recorrentes ao longo do extenso litoral brasileiro. Tais revisões devem ser acompanhadas por análises filogenéticas, incorporando dados moleculares, para uma eventual solução da verdadeira crise de identidade que ainda atinge o gênero *Owenia* no Brasil e, por extensão, em todo o mundo.

Este trabalho tem o objetivo de iniciar a reavaliação do status taxonômico das espécies de *Owenia* que ocorrem no sul do Brasil, com base na análise morfológica de populações estuarinas coletadas na Baía de Paranaguá (Paraná) e na Baía da Babitonga (Santa Catarina).

Materiais e métodos

Amostragens foram realizadas na Baía de Paranaguá, no litoral do Paraná e na Baía da Babitonga, no litoral de Santa Catarina. Na Baía de Paranaguá (Figura 1A), as amostragens foram realizadas de dezembro de 2013 a junho de 2014, próximo à desembocadura do Rio Baguaçu (25° 33' S - 48° 23' W).

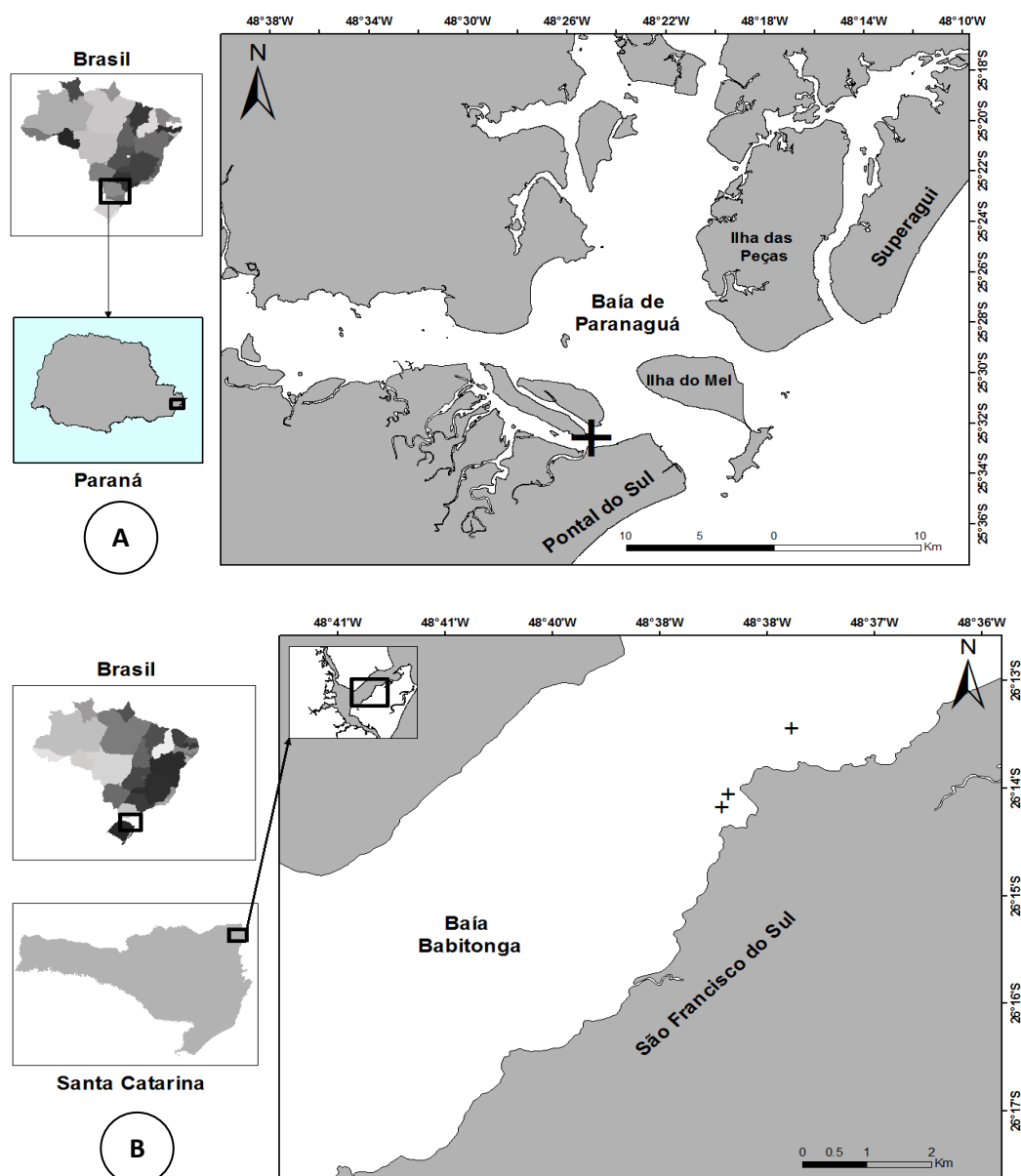


Figura 1. A: Baía de Paranaguá, com indicação do local de coleta próximo à desembocadura do Rio Bagaçu. B: Baía da Babitonga, com indicação dos locais de coleta, próximo ao Porto de São Francisco do Sul e próximo à Praia de Paulas.

As coletas foram feitas com um pegador de fundo do tipo Petit Ponar ou com pás operadas manualmente durante mergulho autônomo.

Três locais foram amostrados nos meses de abril a agosto de 2014 na Baía da Babitonga, dois na área do porto de São Francisco do Sul ($26^{\circ} 14' S$ - $48^{\circ} 38' W$ e $26^{\circ} 14' S$ - $48^{\circ} 38' W$) e um na Praia de Paulas ($26^{\circ} 13' S$ - $48^{\circ} 37' W$), (Figura 1B). As amostragens foram feitas com um pegador de fundo tipo Petersen.

Os tubos característicos de *Owenia* foram separados manualmente em campo e acondicionados em potes de plástico com água do local de coleta. Posteriormente foram levados até o Centro de Estudos do Mar (CEM), na Universidade Federal do Paraná (UFPR) e mantidos em aquários com sedimento do local e aeração constante para posterior identificação. Além da separação prévia dos tubos em campo, parte do sedimento coletado foi levado até o Laboratório de Bentos do CEM/UFPR, para novas triagens sob microscópio estereoscópico.

Análises do sedimento dos locais de coletas foram feitas no Laboratório de Oceanografia Geológica (LOGeo) do CEM/UFPR com um granulômetro a laser, Microtrac SDC S3500.

Em laboratório, 16 indivíduos da Baía de Paranaguá e 20 da Baía da Babitonga foram retirados dos tubos e mantidos em placas de Petri com água do mar e cloreto de magnésio a 8% por uma hora. Foram selecionados indivíduos maduros (com gametas femininos ou masculinos visíveis na cavidade do corpo) e coloração bem definida. Em seguida, pelo menos 10 indivíduos de cada local foram observados sob microscópio estereoscópico para descrição do padrão de coloração *in vivo*. Os animais foram fotografados com uma câmera digital Sony NEX3.

O comprimento do corpo foi medido com o auxílio de uma escala embutida no microscópio estereoscópico.

Após a fixação, foi feita a remoção de muco e partículas de sedimento do corpo. Em seguida ganchos e cerdas foram extraídos de 4 indivíduos de cada região. Fragmentos da epiderme com feixes do notocerdas do primeiro segmento abdominal e feixes de uncini foram mergulhados por três vezes durante trinta minutos em água destilada para retirar o restante de partículas aderidas. Após o banho, o material foi conservado em álcool 70%, levado até o Centro de Microscopia Eletrônica (CME) da UFPR em Curitiba, onde foi realizada a série alcoólica (70%-100%), ponto crítico e metalização com ouro. Esses fragmentos foram observados no microscópio eletrônico de varredura Zeiss EVO LS15 – CEM/UFPR. As terminologias e mensurações usadas nas descrições (Figuras 2, 3, 4) seguiram o esquema de Koh & Bhaud (2003); medidas das partes duras, dos ganchos e das notocerdas foram baseadas em

10 ganchos e 6 notocerdas do primeiro segmento abdominal de cada exemplar de *Owenia* analisada.

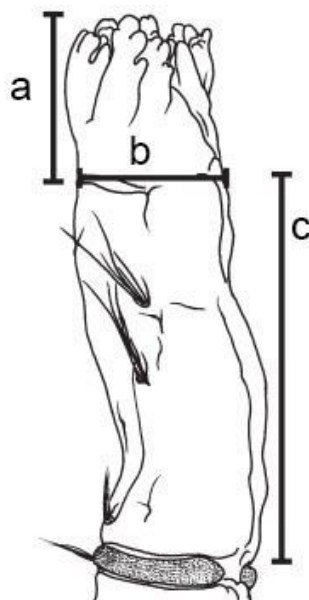


Figura 2. Caracteres morfológicos analisados. Região anterior. A: comprimento máximo da coroa tentacular. B: diâmetro na altura do colarinho. C: Comprimento do tórax. Ilustração adaptada de Martin et al. (2006).

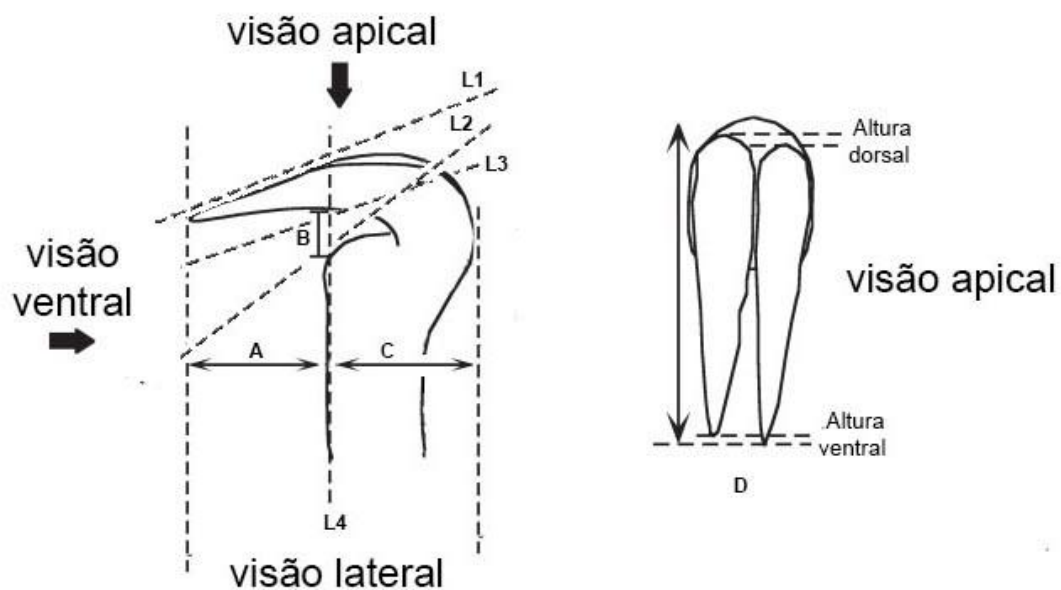


Figura 3. Gancho, visão lateral. A: distância horizontal iniciando da base do gancho até a margem ventral da ponta dos dentes. B: distância vertical entre a margem ventral do ombro e a margem ventral dos dentes. C: distância horizontal entre a face ventral do manúbrio e a face

dorsal distal dos dentes. D: gancho visão apical, diferença de altura dorsal e ventral dos dentes. L1: tangente da margem superior dos dentes. L2: tangente da margem inferior dos dentes. L3: tangente da margem ventral do ombro. L4: direção do manúbrio observado em posição ventral. Ilustração modificada de Martin et al. (2006).

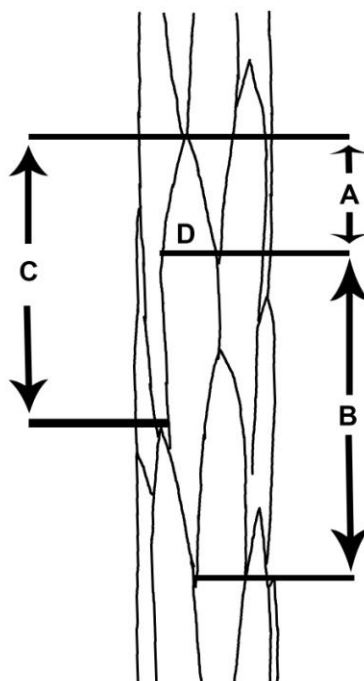


Figura 4. Seção mediana de uma notocerca capilar indicando o significado das medidas A, B, C e D, realizadas nas escamas. A: Distância desde a extremidade livre até a parte mais larga da escama. B: Distância da parte mais larga da escama até o ponto em que ela é completamente sobreposta pelas duas escamas adjacentes. C: Maior distância entre as extremidades de duas escamas sucessivas. D: Largura máxima da escama no ponto em que A e B se interseccionam.

Taxonomia

Família Oweniidae Rioja, 1917

Gênero *Owenia* Delle Chiaje, 1844

Espécie tipo

Owenia fusiformis Delle Chiaje, 1844.

***Owenia* sp. n.**

Material examinado

36 exemplares completos analisados. Paraná: 16 exemplares, Baía de Paranaguá, Canal da Cotinga, próximo à foz do Rio do Maciel, 25° 33' S - 48° 23' W, Santa Catarina: 20 exemplares, Praia de Paulas, Baía da Babitonga, 26°

13' S - 48° 37' W; Brasil. Parátipos e holótipos serão tombados no Museu de Zoologia da Universidade de Campinas.

Diagnose

Coroa com cinco pares de tentáculos, ramificações tentaculares iniciadas próximo ao colarinho, numerosas ramificações próximo à base e ápice da coroa, colarinho retilíneo com fenda lateral pronunciada, dois ocelos ventro-laterais parcialmente cobertos pelo colarinho, ganchos do primeiro segmento abdominal com ângulo de 0° a 90° em relação ao eixo antero-posterior do corpo e em fileiras de no máximo 23, nuca regularmente curvada, curvatura dos dentes moderada, escamas longas e finas com transição oval entre A e B (Figura 4).

Descrição

Animais com 15 a 32 mm de comprimento, largura média na altura do colarinho de 1,16 mm e 1,24 mm nos exemplares da Baía da Babitonga e Baía de Paranaguá respectivamente; corpo dividido em coroa tentacular, tórax e abdômen (Figuras 5A e 7A). Coroa tentacular e tórax separados por uma membrana delgada na forma de um colarinho (Figuras 5B, 6A, 7B, C, D, 8A, 9A e 9G). Colarinho retilíneo com fenda lateral em ângulo médio de 77° nos exemplares da Baía de Paranaguá e 67° nos exemplares da Baía da Babitonga. Coroa curta (razão entre comprimento da coroa e comprimento do tórax de 1:2), com cinco pares de tentáculos (Figura 9A). Ramos dorsais mais longos que ramos ventrais (Figuras 6B, 7D, 9A e 9G). Comprimento médio dos ramos tentaculares de 0,89 mm nos exemplares da Baía de Paranaguá e 1 mm nos exemplares da Baía da Babitonga. Razão entre o comprimento médio da coroa e diâmetro médio do colarinho de 0,70 nos exemplares da Baía de Paranaguá e 0,89 nos exemplares da Baía da Babitonga. Razão entre o comprimento médio do tórax e diâmetro médio do colarinho de 1,84 nos exemplares da Baía de Paranaguá e 1,97 nos exemplares da Baía da Babitonga. Tórax com três segmentos providos de notocerdas capilares em feixes laterais nos dois primeiros segmentos e dorso-laterais no terceiro segmento. Comprimento médio do tórax de 2,22 mm nos exemplares da Baía

de Paranaguá e 2,12 mm nos exemplares da Baía da Babitonga. Abdômen com treze a dezoito segmentos birremes, cada segmento com um par de feixes de notocerdas capilares e um anel neuropodial cobrindo quase toda circunferência do corpo. Região posterior do abdômen desprovida de sulco dorsal. Anel neuropodial com bandas de minúsculos ganchos bidentados.

Bandas de ganchos do primeiro segmento abdominal em fileiras; fileiras com 23 ganchos no máximo (Figura 9B e H), em ângulo de 0° a 90° em relação ao eixo antero-posterior do corpo. Dentes dos ganchos com espaço entre si em forma de V invertido (Figuras 9D, E, J, K). Ganchos com ombro retilíneo e nuca regularmente curvada (Figuras 8C, 9C, I). Protrusão média dos dentes de 2,02 μm (Figuras 3A, 9C e 9I). Distância vertical entre a margem ventral do ombro e a margem ventral dos dentes moderada: 0,83 μm . Largura máxima do gancho (C+A) de 4,79 μm nos exemplares da Baía de Paranaguá e 5,01 μm nos exemplares da Baía da Babitonga (Figura 3A). Razão entre A/C de 0,73 nos exemplares da Baía de Paranaguá e 0,67 nos exemplares da Baía da Babitonga (Figura 3A). Curvatura dos dentes moderada, com ângulo médio formado pelo encontro das tangentes L2/L4 de 54° e 63° nos exemplares da Baía de Paranaguá e Babitonga respectivamente (Figura 9C e I). Escamas longas e finas, comprimento total das escamas nas notocerdas do primeiro segmento abdominal (A+B) de 4,87 μm nos exemplares da Baía de Paranaguá e 4,29 μm nos exemplares da Baía da Babitonga, razão (A+B/D) de 9,9 (Figuras 4, 9F e L). Comprimento médio da parte livre da escama (C) com 2,5 μm nos exemplares da Baía de Paranaguá e 2,32 μm nos exemplares da Baía da Babitonga. Área de transição oval entre A e B (Figuras 4, 8B, 9F e 9L).

Exemplares vivos com manchas de coloração marrom escura na base e na região terminal dos ramos tentaculares (Figura 7B e D). Tórax e início do abdômen com coloração avermelhada devido à transparência do corpo que evidencia a vascularização; restante do abdômen com coloração rosa (Figura 5A e 7A). Cor ausente nos animais conservados em álcool 70%, com exceção de um par de ocelos avermelhados na base ventro-lateral dos ramos tentaculares, parcialmente cobertos pelo colarinho (Figuras 5B, 6C) e manchas de cor marrom na base dos ramos tentaculares e nas regiões terminais (Figuras 5B, 6A).

Tubo com predominância de partículas médias e grossas (481 μm – 586 μm), coalescidas por muco em padrão imbricado. Vistas em seção transversal, as partículas são menores próximos ao lúmen e maiores na borda do tubo. Quartzo é o mineral mais abundante (99%) seguido de magnetita (0,6%); biotita (0,37%), fragmentos de conchas e de equinodermos (0,03%). Os comprimentos dos tubos encontrados variam entre 26 a 57 mm (n=70).

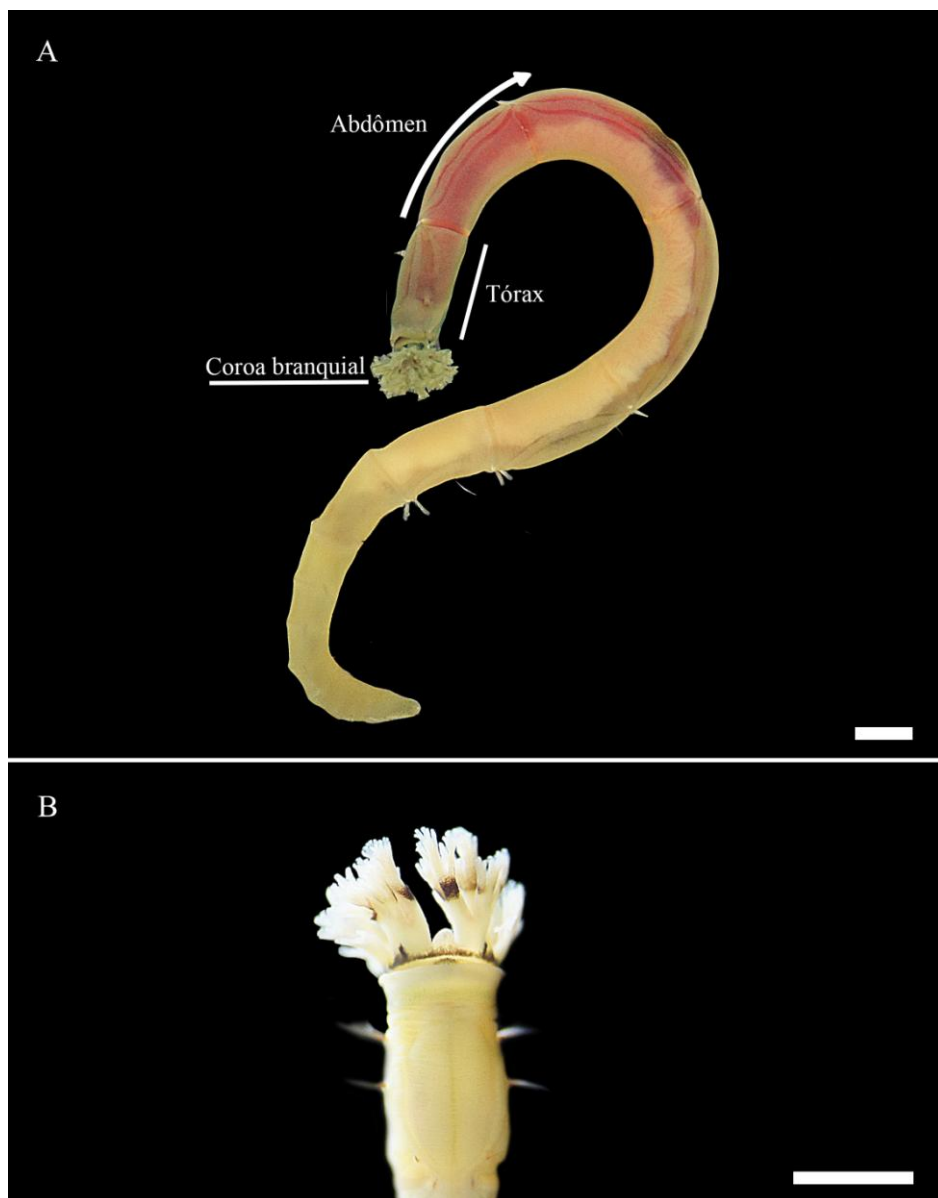


Figura 5. *Owenia* sp. n. da Baía de Paranaguá. A: Vista lateral mostrando as três regiões do corpo: coroa tentacular, tórax e abdômen. B: Região cefálica em vista dorsal mostrando a pigmentação marrom escura na base e próximo ao ápice dos tentáculos em exemplar fixado em álcool 70%. Escalas A (1mm), B (1,4mm).

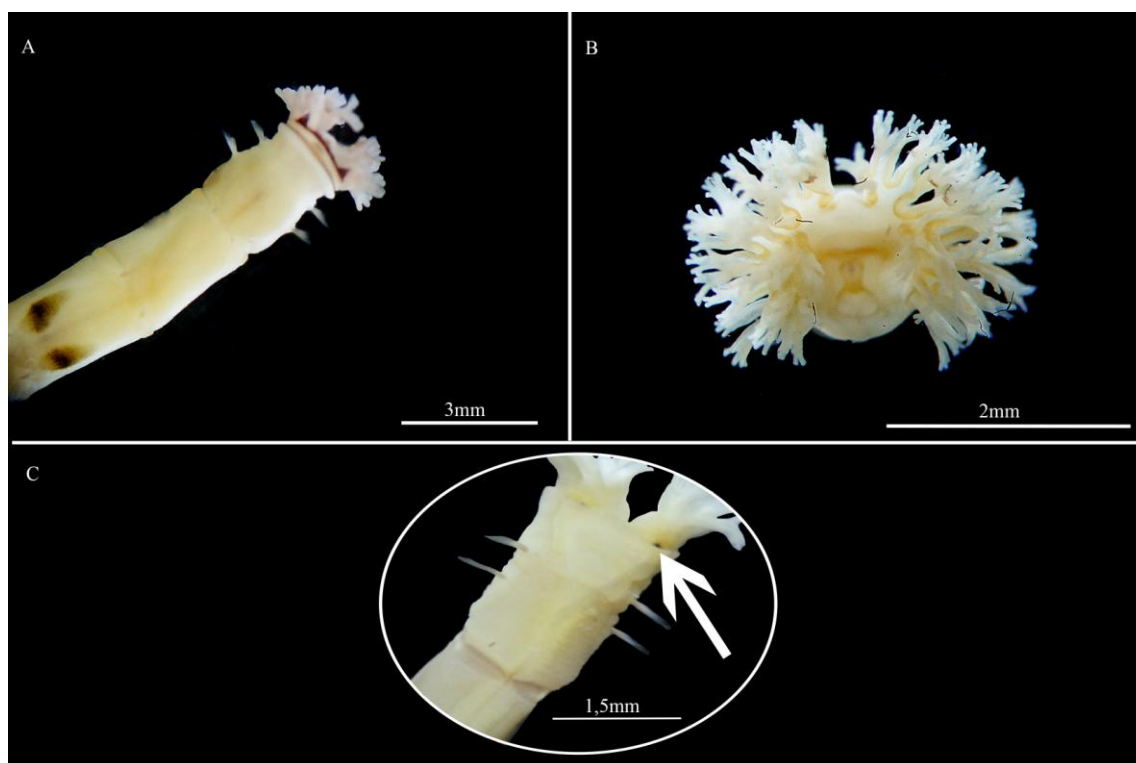


Figura 6. *Owenia* sp. n. da Baía de Paranaguá. A: Em vista dorsal. B: Em vista frontal com ramos tentaculares em detalhe. C: Em vista ventral, seta indica os ocelos ventro laterais parcialmente cobertos pelo colarinho. Escalas A (3 mm), B (2 mm), C (1,5 mm).

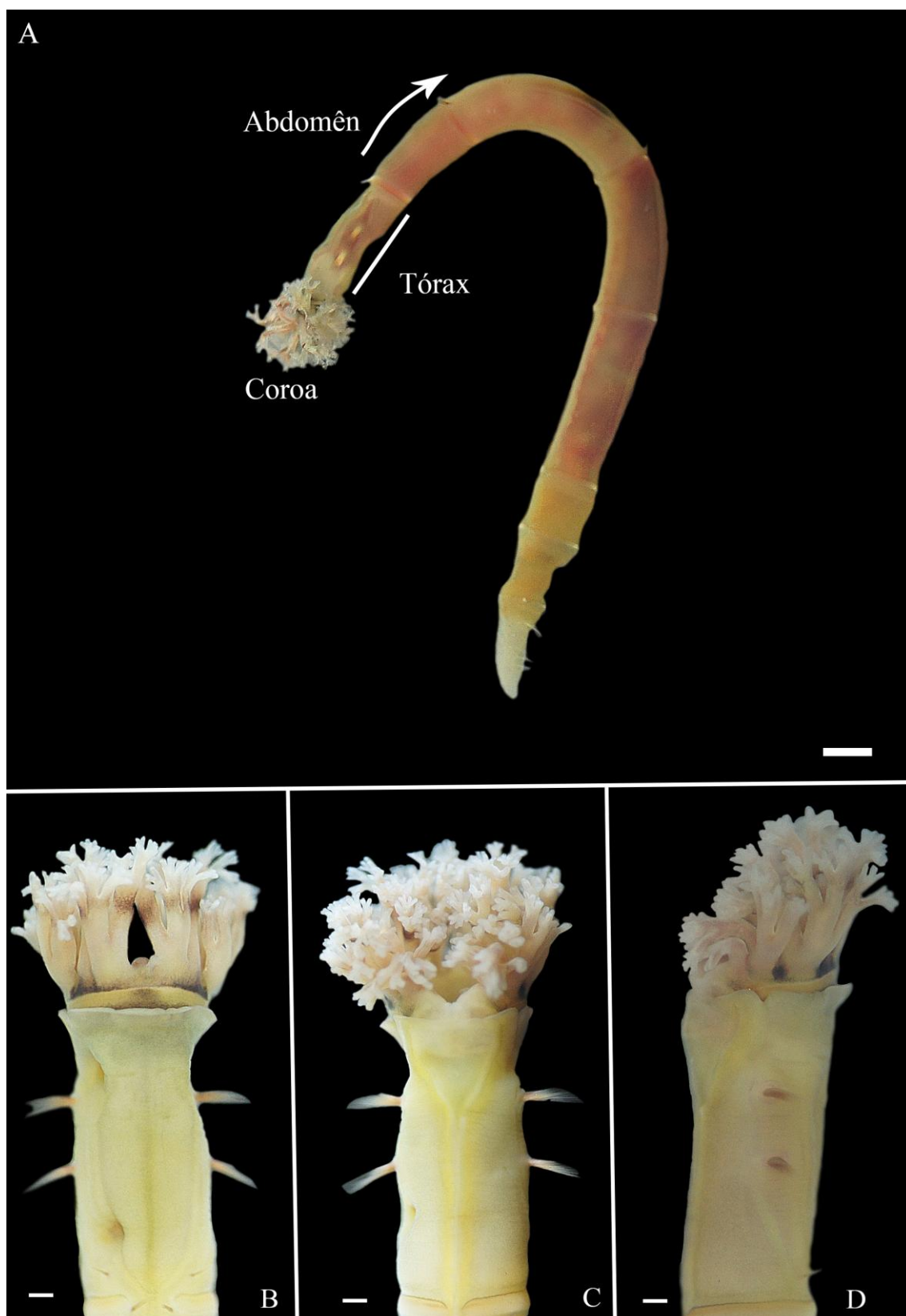


Figura 7. *Owenia* sp. n. da Baía da Babitonga. A: vista lateral mostrando coroa tentacular, tórax e abdômen. B: região anterior em vista dorsal, C: região anterior em vista ventral. d: região anterior em vista lateral. Escalas A (1 mm), B,C,D (0,2 mm).

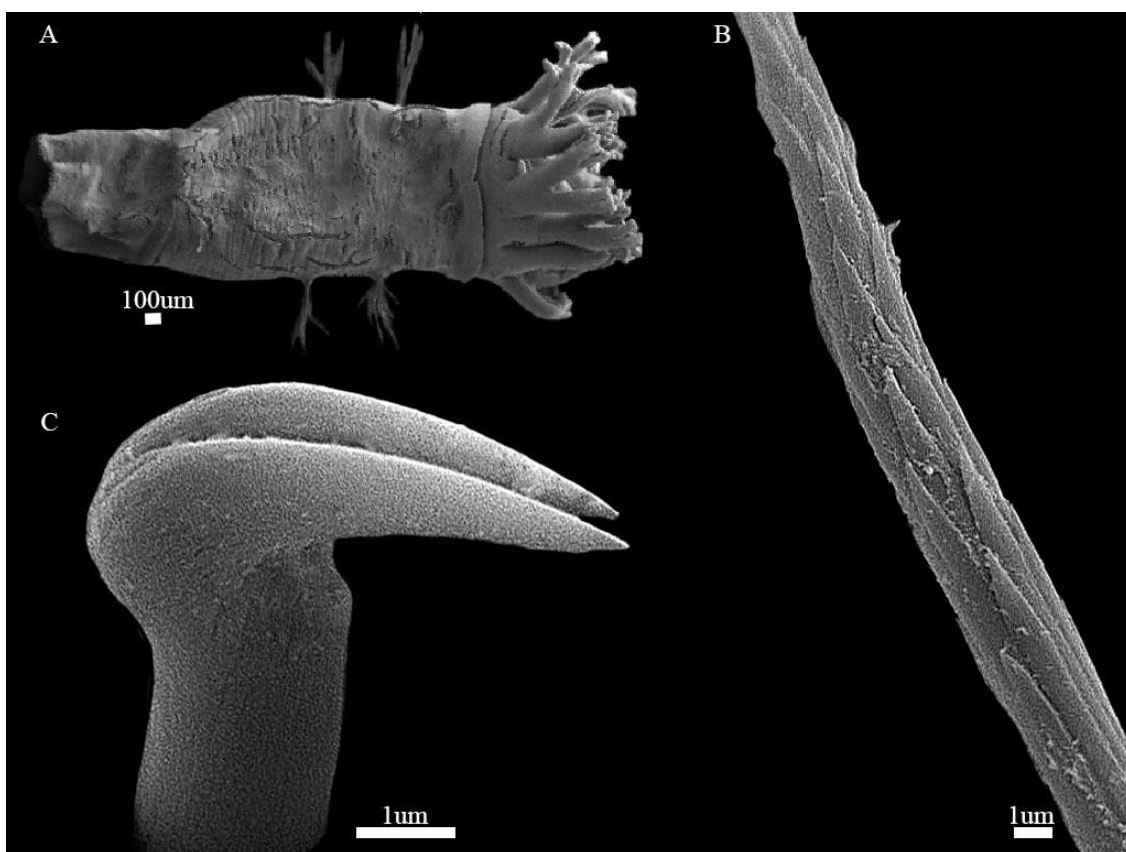


Figura 8. *Owenia* sp. n. da Baía da Babitonga. A: vista dorsal da região anterior, mostrando coroa tentacular, tórax e primeiro anel neuropodial. B: escamas de notocerca da região do primeiro segmento abdominal. C: visão lateral de um gancho do primeiro anel neuropodial.

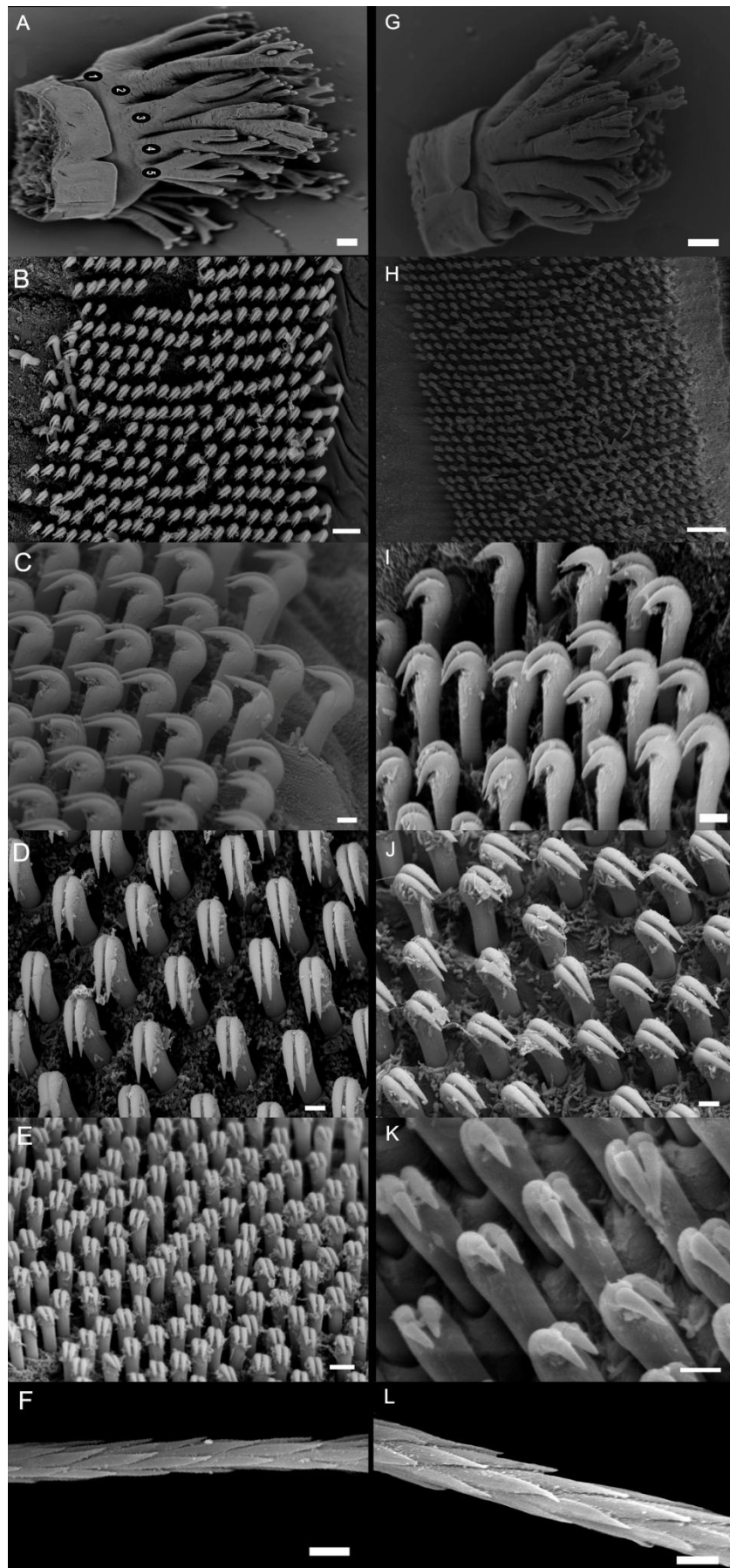


Figura 9. Imagens sob microscopia de varredura. A-F: *Owenia* sp. n., exemplares da Baía da Babitonga. G-L: *Owenia* sp. n., exemplares da Baía da Paranaguá. A e G: coroa tentacular e porção do tórax. B e H: banda de ganchos neuropodiais do primeiro segmento abdominal (porção mediana da banda). C e I: vista lateral de ganchos do primeiro segmento abdominal, D e J: vista apical de ganchos do primeiro segmento abdominal, E e K: vista frontal de ganchos do primeiro segmento abdominal, F e L: porção mediana das cerdas mostrando as escamas do primeiro segmento abdominal. Escalas: A,G (100 μ m), B (10 μ m), C,E,J,L (2 μ m), D,F (4 μ m), H, (20 μ m), I (3 μ m), K (1 μ m).

Ecologia

As populações de *Owenia* sp. n. foram coletadas em fundos com predominância de areia média, em profundidades de 0, 5 a 5 metros.

Considerações taxonômicas

A Tabela I sumariza as características morfológicas correntemente utilizadas para o diagnóstico das espécies consideradas válidas ou de populações pertencentes a espécies ainda não formalmente descritas. As diferenças diagnósticas entre *Owenia* sp. n e *Owenia fusiformis* Delle Chiaje, 1844 são muito evidentes. *Owenia* sp. n. possui uma coroa tentacular com 5 pares de tentáculos, enquanto *O. fusiformis* possui 4 pares. A coroa tentacular ramifica-se próximo ao colarinho de *Owenia* sp. n., mas em *O. fusiformis* as ramificações são claramente mais terminais. O colarinho possui uma fenda pronunciada em *Owenia* sp. n., quase inexistente em *O. fusiformis*. Os ocelos ventro-laterais de *Owenia* sp. n. são parcialmente cobertos pelo colarinho, mas completamente visíveis em *O. fusiformis*. Os ganchos do primeiro segmento abdominal dispõem-se em ângulos de 0° a 90° enquanto que em *O. fusiformis* variam de 0° a 5°. A base dos ganchos de *O. fusiformis* é mais larga que o restante do gancho, mas praticamente não há variações da largura em *Owenia* sp. n. A transição entre A e B nas escamas é oval em *Owenia* sp. n. e curva em *O. fusiformis*, comparar com Koh & Bhaud (2003).

O colar é côncavo em *O. gomsoni* e retilíneo em *Owenia* sp. n. Os ramos tentaculares dorsais e ventrais de *O. gomsoni* têm comprimento similar, mas marcadamente distintos em *Owenia* sp. n. O ângulo dos ganchos no primeiro segmento abdominal de *O. gomsoni* é menor variando de 0° a 30°.

A coroa de *O. petersenae* possui 4 pares de ramos tentaculares e é proporcionalmente mais longa do que a de *Owenia* sp. n. O colarinho é curvo

na espécie da Nova Zelândia, o ângulo dos ganchos no primeiro segmento abdominal varia de 30° a 90°. O ombro dos ganchos é acentuado em *O. petersenae*, mas discreto em *Owenia* sp. n.

A coroa de *O. borealis* tem 4 pares de ramos tentaculares, dispostos em sua maioria na parte apical. As ramificações tentaculares de *Owenia* sp. n. são numerosas próximo à base e no ápice da coroa. A margem de colar é dobrada. O ângulo dos ganchos no primeiro segmento abdominal é de 45°.

A coroa de *O. polaris* tem 4 pares de ramos tentaculares sem diferenças significativas de comprimento entre os ramos ventrais e dorsais. A coroa tentacular tem poucas dicotomias e a margem do colarinho é dobrada. O ângulo dos ganchos no primeiro segmento abdominal varia de 0° a 20°.

As espécies californianas *O. johnsoni* e *O. collaris* se distinguem de *Owenia* sp. n. por possuírem 4 ramos tentaculares com poucas dicotomias. Em *O. johnsoni* a coroa é longa e os ganchos do primeiro segmento abdominal tem ângulo de 45°. Em *O. collaris* o ângulo do primeiro segmento abdominal varia de 30° a 45°.

As espécies australianas *O. australis*, *O. bassensis* e *O. mirrawa* se distinguem de *Owenia* sp. n. por possuírem 4 pares de ramos tentaculares, com exceção de *O. bassensis* com 3 pares de ramos tentaculares.

Animais coletados na região de Ubatuba (litoral norte de São Paulo) e analisados por Koh e Bhaud (2003), se distinguem de *Owenia* sp. n. pelos 4 pares de ramos tentaculares, com ramos dorsais e ventrais de comprimento equivalente e ângulo dos ganchos no primeiro segmento abdominal variando de 0° a 45° (Tabela I).

Na ausência de exame direto das séries-tipo de *Owenia sundevalli* (Kinberg, 1867) e *Owenia brasiliensis* (Hansen, 1882), preferimos não discutir suas maiores ou menores afinidades taxonômicas com a nova espécie. No entanto, mesmo as sucintas descrições originais sugerem que se tratam de espécies distintas entre si e distintas do novo táxon, necessitando, portanto redescrição, revalidação e eventual designação de neótipos.

Discussão

Por muito tempo acreditou-se que os anelídeos poliquetas fossem maus indicadores biogeográficos (Ekman 1953; Fauvel 1959; Briggs 1974).

Acreditava-se que o ambiente marinho não oferecesse barreiras consistentes que pudessem limitar a dispersão de espécies com fase larval planctônica de longa duração. Prevalencia a hipótese de que o fluxo genético mantido entre populações muito distantes seria suportado pela movimentação das correntes oceânicas (Scheltema 1986, 1989; Wiedmann 1988; Meister et al. 1994; Néraudeau & Mathey 2000).

Essa ideia ajudou a fundamentar a crença na existência de espécies verdadeiramente cosmopolitas de poliquetas e de outros invertebrados marinhos. Esse presumido cosmopolitismo foi reforçado por descrições morfológicas inadequadas e pouco informativas que forçaram a sinonimização de espécies potencialmente distintas encontradas em regiões com características históricas e ambientais muito variadas. Este foi certamente o caso da primeira espécie descrita de um oweniídeo, a espécie mediterrânea *Owenia fusiformis*, que passou a funcionar como um verdadeiro arquétipo taxonômico.

Wilson Jr (1983) foi um dos primeiros a questionar esse cosmopolitismo. Trabalhos recentes passaram a indicar ou sugerir a recorrência de muitos casos de espécies crípticas ou pseudo-crípticas (Grassle & Grasse 1976; Knowlton 1993; Mackie & Pleijel 1995). A nova descrição aqui fornecida também reforça esta crescente compreensão da enorme variabilidade do gênero *Owenia* em todo o mundo, como resposta adaptativa às efetivas barreiras ambientais que limitam a dispersão das espécies em ambientes marinhos (Palumbi, 1992; Bierne et. al. 2003; Norris & Hull 2012).

A descrição, baseada em matrizes de caracteres morfológicos recentemente adotados e aplicados pela moderna literatura taxonômica, permitiu o reconhecimento inequívoco de um novo táxon, contribuindo para atenuar uma verdadeira crise de identidade taxonômica, ainda recorrente na literatura regional. Com base nesses resultados, antecipamos enfaticamente a necessidade de uma revisão taxonômica do material até então registrado para a costa brasileira, seguindo estes modernos critérios morfológicos, aos quais devem ser adicionados dados moleculares.

As descrições e posteriores sinonimizações de *O. brasiliensis* (Kinberg, 1867) e *Owenia sundevalli* (Hansen, 1882) com *O. fusiformis*, procedimento validado pelo próprio World Register of Marine Organisms, foram baseadas em

alguns poucos caracteres morfológicos macroscópicos. Estes caracteres, como o número de segmentos do animal e o comprimento do corpo e da coroa tentacular, são hoje considerados menos informativos, por dependerem do desenvolvimento dos animais. Neste sentido, são pouco confiáveis para a diagnose ou sinonimização de espécies de *Owenia* (Koh & Bhaud 2003; Ford & Hutchings 2010).

Na tentativa de resolver esse problema, Blake (2000) e Koh & Bhaud (2001, 2003) sugeriram a adoção de novas características morfológicas macro- e microscópicas. Reconhecendo que medidas das partes moles dos animais são passíveis de erros devido à contração dos tecidos após a fixação, sugeriram o uso de proporções relativas, como por exemplo, entre as medidas do comprimento da coroa tentacular e do tórax. Estruturas quitinosas, como ganchos e outras cerdas não sofrem alterações ou deformações por fixação. Portanto, o uso de proporções morfométricas e de medidas de estruturas duras aumentaria a nossa capacidade de reconhecer variabilidade intra- e interespecífica de forma muito mais segura e confiável.

Apesar disto, ainda não há consenso de que estas novas características morfométricas sejam suficientes para o reconhecimento inequívoco de novas espécies. Por exemplo, a grande variabilidade entre as escamas das cerdas de um mesmo indivíduo pode dificultar o uso desse caráter para distinção de espécies. É este também o caso do número de ganchos nas fileiras neuropodiais, caracter também influenciado pelo grau de desenvolvimento dos animais. Ford & Hutchings (2010) sugeriram que mesmo as proporções relativas, utilizadas para minimizar os erros de medidas em partes moles, possam variar em função da idade dos animais. Koh & Bhaud (2003) admitiram que a elevada variabilidade morfológica encontrada em *Owenia* deva ser avaliada com muita precaução, na medida em que pode apenas refletir plasticidade fenotípica inter-populacional. Parte destes problemas poderia ser resolvido com um maior conhecimento da biologia reprodutiva e do desenvolvimento, o que permitiria a comparação de animais de idade equivalente. Infelizmente, os poucos estudos disponíveis estão restritos a *O. fusiformis* no Mediterrâneo (Gentil et al. 1990; Dauvin & Gillet 1991).

Ford & Hutchings (2010) sugeriram uma abordagem estatística para distinção de espécies de oweniídeos da Austrália, com base em submedidas

derivadas de Koh & Bhaud (2003). Identificaram três características para o melhor reconhecimento de três espécies consideradas novas: forma da ramificação da coroa tentacular, comprimento da coroa da base até a primeira ramificação dos tentáculos versus o comprimento total da coroa e presença ou ausência de um lobo abaixo da fenda do colarinho. Estes resultados sugerem que características macroscópicas podem ainda ser vistas como uma ferramenta para distinção específica em *Owenia*. Para Ford & Hutchings (2010), medidas dos ganchos e demais cerdas não variaram de forma diagnóstica entre populações de vários locais. Apesar disto, caracteres microscópicos não devem ser descartados, como sugerido pelo clássico trabalho de Koh & Bhaud (2003) e pelos resultados do presente trabalho.

Por fim, os próprios tubos de *Owenia* poderiam fornecer características diagnósticas úteis para o reconhecimento de espécies. Segundo Koh & Bhaud (2001, 2003), o maior ou menor predomínio de conchas, quartzo e minerais pesados poderia refletir variabilidade interespecífica. Experimentos feitos com populações do Mar Mediterrâneo e do Mar Amarelo mostraram de fato preferências distintas por determinadas partículas na construção de tubos. Animais do Mar Mediterrâneo preferiram partículas de quartzo e partículas carbonáticas, enquanto os do Mar Amarelo preferiram apenas as partículas de quartzo (Koh & Bhaud 2001). Por outro lado, Ford & Hutchings (2010) sugeriram que a aparente preferência dos animais por determinadas partículas na construção dos tubos indicaria apenas a sua maior ou menor disponibilidade no sedimento, dificultando ou impossibilitando a distinção entre espécies. A questão permanece em aberto. É necessário aprofundar os estudos sobre a capacidade de seleção de partículas e sobre eventuais implicações diagnósticas e taxonômicas. Neste sentido, o capítulo 2 desta dissertação procura avançar no conhecimento da biologia do gênero, ao descrever as estratégias de construção e as características do tubo da nova espécie aqui descrita.

Permanece, portanto, a dificuldade de estabelecer características morfológicas efetivamente diagnósticas para o reconhecimento das espécies. A questão só poderá ser satisfatoriamente resolvida com abordagens moleculares. Infelizmente a inclusão de dados moleculares é ainda incipiente e

as sequencias já disponíveis no GenBank não tem sido utilizadas para estudos filogenéticos.

Tabela I. Principais caracteres utilizados para distinção de espécies de *Owenia* e de algumas populações ainda não formalmente reconhecidas e nomeadas como espécies. Tabela modificada de Koh & Bhaud (2003).

Caracteres	Origens	<i>O. iusiformis</i> - Baía Bany/Lus																			
		A	B	C	D	E		G	H	I	K	L	M	N	O			P	Q		
Tamanho	Comprimento branquial (1)	M	M	L	M	S	S	M	L	S	L	S	M	M	M			M	M		
	Comprimento torácico (2)	M	M	L	M	M	M	M	M	M	L	M	M	L	M	S	S	M	M		
	Comprimento do corpo (3)	M	L	M	M	M	M	L	M	L	S	M	M	M	S			M	M		
	Número de segmentos	21-30	22-24	19-20	20	22	18-22					8-23		19-24		14	17	19	13-21	16-21	
Tentáculos	Número de ramificações	4	5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4		4	4	3	4	5	5	
	Comprimento ventral e dorsal	#	#	#	#	#	=	#	#	=	=	=	#	#	#	#	=	#	#		
Colar	Curvado		*					*	*				*		*						
	Reto (Straight)	*		*	*				*			*		*		*	*	*	*		
	Com ângulo					*	*				*					*	*	*	*		
	Comprimento da fenda (Slite): curto médio ou longo		M	M	S	M	M	M	S	L	M	M	M	S	S	M					
Tórax	Linha na terceira banda torácica / ou ↘	↘	↘	/	↘	/	↘	/	↘	/	↘	↘	↘	/	/			↘	↘		
	Direção (°) dos ganchos no seguimento abdominal (variação)	0-5	0-30	0	30-45	45	0-10	70-90	30-90	0-45	45	10-90	0-90	45	45			0-90	0-90		
Ganchos	Comprimento do dente (A) (4)	M	M	M	L	S	M	L	M	M	S	M	M	M	S			M	M		
	Comprimento de abertura (B) (5)	M	M	M	M	M	M	M	M	S	M	L	M	M	S	M		M	M		
	Razão A/C (6)	M	M	M	M	S	M	M	M	M	M	M	M	M	M			M	M		
	Ângulo do dente (7)	M	S	S	B	B	B	M	S	M	M	M	M	M	B			S	S		
	Deslocament dorsal presente (pr), em falta (ab)	ab	ab	pr	pr	pr	pr	pr	pr	ab	pr	ab	pr	ab	pr			pr	pr		
	Deslocamento ventral presente (pr), ausênte (ab)	pr	pr	pr+	pr+	pr	ab	ab	pr	pr+	pr	pr	pr	pr	pr			pr	pr		
Escamas	Comprimento (a+b)/d (8)	M	M	M	M	S	M	S	L	L	M	M	M	L	M			L	L		
	Agudeza ("sharpness") (a/d) (9)	M	S	A	A	A	M	A	S	S	M	M	M	S	S			M	M		
	Comprimento da parte livre (c) (10)	M	S	L	M	S	M	S	L	L	L	M	M	L	M			M	M		
	Área de Transição: < ou ()	<	()	<	<	<	<	()	()	()	()	<	<	<	()	()	()	()	()		
Coloração (verde metil)	Tentáculos	*	*			+			*	—	—	—									
	Colar Dorsal		+			+			*	*	+		*								
	2 linhas ventrais no tórax	—	+			—			—	—	—	—	—	—							
(1) A/C (Comprimento branquial/Comprimento do Colar) ≥ 1,27 : L (longo), ≤ 0,68 : S (curto), 0,68 <M< 1,27																					
(2) B/C (Comprimento torácico/comprimento do colar) ≥ 2,62: L (longo) ≤ 1,41 : S (curto), 1,41 < M < 2,62																					
(3) C (Comprimento do Colar) ≥ 1,36mm : L (longo), ≤ 0,73 mm : S (curto), 0,73 <M< 1,36																					
(4) A (ver figura 3a) ≥ 2,93µm : L (longo), ≤ 1,58µm : S (curto), 1,58 <M<2,93																					
(5) B (ver figura 3b) ≥ 1,37 µm : L (longo) , ≤ 0,74µm : S (curto), 0,74 < M < 1,37																					
(6) A/C (ver figura 3a e c) ≥ 0,98 : L (longo), ≤ 0,53 : S (curto), 0,53 <M< 0,98																					
(7) L2/L4(°) (ver figura 3) ≥ 80 : B (grande), ≤ 70° : S (pequeno), 70° < M < 80°																					
(8) (a+b)/d (ver figura 4) ≥ 9,01 : L (longo), ≤ 4,85 : (curto), 4,85 <M< 9,01																					
(9) a/d (ver figura 4) ≥ 3,12 : S ("sharp"), ≤ 1,68 : A ("acute"), 1,68 <M<3,12																					
(10) c (ver fig. 4) ≥ 4,30 µm : L (longo), ≤ 2,32 µm : S (curto), 2,32<M< 4,30																					
(11) *: forte coloração, +: coloração, - : sem coloração																					
*Espacos em branco representam características que não foram observadas																					

Referências

- Augener H. 1934. Polychaeten aus den Zoologischen Museen von Leiden und Amsterdam. IV Schluss. Zoologische Mededeelingen s'Rijks Museum van Natuurlijke Historie Leiden 17:67-160.
- Bierne N, Bonhomme F, David P. 2003. Habitat preference and the marine-speciation paradox. Proc. R. Soc. Lond. B 270:1399-1406.
- Bhaud MC, Bougnol C, Duchêne JC. 1978. Observations sur la limite de répartition bathymétrique de la Polychète sédentaire *Terebellides stroemi* (Terebellidae) dans le Golfe du Lion. C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, Sér. D 287: 947–950.
- Bhaud M. 1982. Relations entre stratégies de reproduction et aire de répartition chez les annélides polychètes. Oceanologica Acta 5:465-472.
- Bhaud M. 1998a. The spreading potential of polychaete larvae does not predict adult distributions: consequences for conditions of recruitment. Hydrobiologia 375:376:35–47.
- Bhaud MR. 1998b. Species of *Spiochaetopterus* (Polychaeta , Chaetopteridae) in the Atlantic-Mediterranean biogeographic area. Sarsia 83:243–263.
- Bhaud M. 2000a. Two contradictory elements determine invertebrate recruitment: dispersion of larvae and spatial restrictions on adults. Oceanologica Acta 23:409–422.
- Bhaud MR. 2000b. Some examples of the contribution of planktonic larval stages to the biology and ecology of polychaetes. Bull. Mar. Sci. 67:345–358.
- Bhaud M, Duchêne J, Arago L, Cedex B. 1995. Change from planktonic to benthic development: is life cycle evolution an adaptive answer to the constraints of dispersal? Oceanologica Acta 19:335–346.
- Blake JA. 2000. Family Oweniidae Rioja, 1917:97-127. Chapter 5 in: Blake JA, Hilbig B, editors PV Scott editors. Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of The Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Chanel. Volume 7: The Annelida Part 4: Polychaeta: Flabelligeridae to Sternaspidae. Santa Barbara Mus Nat Hist, Santa Barbara, California, 348 p.
- Briggs JC. 1974. Marine Zoogeography. McGraw-Hill, New York
- Corell H, Moksnes P.O, Engqvist A, Döös K, Jonsson, P.R. 2012. Depth distribution of larvae critically affects their dispersal and the efficiency of marine protected areas. Mar. Ecol. Prog. Ser. 467: 29–46.
- Cowen R.K, Sponaugle, S. 2009. Larval dispersal and marine population connectivity. Ann. Rev. Mar. Sci. 1: 443–466.

Dauvin JC, Gillet P. 1991. Spatio-temporal variability in population structure of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Annelida: Polychaeta) from the Bay of Seine (Eastern English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 152:105 -122.

Dauvin J-C, Thiébaud E. 1994. Is *Owenia fusiformis* a cosmopolitan species? *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris* 162:83-404.

Ekman S. 1953. *Zoogeography Of The Sea*. Sidgwick & Jackson, London.

Fauvel P. 1959. Classe des Annélides Polychètes. Distribution géographique. In: PP Grassé éd., *Traité de Zoologie* 5:163-165.

Ford E, Hutchings P. 2010. An analysis of morphological characters of *Owenia* useful to distinguish species: description of three new species of *Owenia* (Oweniidae: Polychaeta) from Australian waters. *Mar. Ecol.* 26:181–196.

Gentil F, Dauvin J-C, Ménard F. 1991. Reproductive biology of the polychaete *Owenia fusiformis* Delle Chiaje in the Bay of Seine (eastern English Channel). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 142:13-23.

Gillet P. 1988. Structure des peuplements intertidaux d'Annélides Polychètes de l'estuarine du Bou Regreg (Maroc). *Bull. Ecol.* 19:33-42.

Grasse JP, Grasse JF. 1976. Sibling species in the marine pollution indicator *Capitella* (Polychaeta). *Science* 192:567-569.

Guizien K, Brochier T, Duchêne J-C, Koh BS, Marsaleix P. 2006. Dispersal of *Owenia fusiformis* larvae by wind-driven currents: turbulence, swimming behaviour and mortality in a three-dimensional stochastic model. *Marine Ecology Progress Series* 311:47–66.

Hansen.1882. Recherches sur les Annélides recueillies par Mr le Professeur Eduard van Beneden pendant son voyage au Brésil et à la Plata. *Mém Acad R Sci Belgique, Bruxelles* 44:1-9.

Hartman O. 1955. Endemism in the North Pacific Ocean, with emphasis on the distribution of marine annelids, and descriptions of new or little known forms. In: *Essays in Norb Sci in Honor of Capt Allan Hancock*, Los Angeles: 39-60.

Hartman O. 1959. *Atlas of sedentariate polychaetous annelids from California*. Los Angeles: Allan Hancock Foundation, University of Southern California, 812 p.

Ibanez- Aguirre AL, Solis-Weiss V. 1986. Anélidos poliquetos de las praders de *Thalassia testudinum* del Noroeste de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Rev. Bio. Trop.* 34:35-47.

Imajima M, Hartman O. 1964. *The Polychaetous Annelids of Japan, Part II*. AllanHancock Foundation Publications, Los Angeles, California.

Kinberg JH. 1867. *Annulata nova. Ofversigt kongl Vetenskaps-Akad Forhandl* Stockholm 23:337-357.

Koh B-S, Bhaud MR. 2001. Description of *Owenia gomsoni* n. sp (Oweniidae, Annelida Polychaeta) from the Yellow Sea and evidence that *Owenia fusiformis* is not a cosmopolitan species. *VIE ET MILIEU* 51: 77-86.

Koh B-S, Bhaud MR. 2003. Identification of new criteria for differentiating between populations of *Owenia fusiformis* (Annelida, Polychaeta) from different origins: Rehabilitation of old species and erection of new species. *VIE ET MILIEU* 53:65-95.

Koh B-S, Bhaud MR, Jirkov I A. 2003. Two new species of *Owenia* (Annelida: Polychaeta) in the northern part of the North Atlantic Ocean and remarks on previously erected species from the same area. *Sarsia North Atl Mar Sci* 88:175–188.

Martin D, Koh B-S, Bhaud M, Dutrieux E, Gil J. 2006. The genus *Owenia* (Annelida : Polychaeta) in the Persian Gulf, with description of *Owenia persica* sp . nov. . *Org Divers Evol* 15:1–21.

Meister C, Alzouma K, Lang J, Mathey B, Pascal, A. 1994. Nouvelles données sur les ammonites du Niger oriental (Ténéré, Afrique occidentale) dans le cadre de la transgression duCénomanien–Turonien. *Géobios* 27:189–219

Mackie AS, Pleijel F. 1995. A review of the *Melinna cristata* – species group (Polychaeta: Ampharetidae) in the northeastern Atlantic. *Mitt. Hambg. Zool. Mus. Inst.* 92:103-124

McNulty JK, López NL. 1969. Year-round production of ripe gametes by benthicpolychaetes in Biscayne Bay, Florida. *Bulletin of Marine Science* 19:945–954.

Norris RD, Hull PM. 2012. The temporal dimension of marine speciation. *Evolutionary Ecology* 26:393-415.

Néraudeau D, Mathey B. 2000. Biogeography and diversity of south Atlantic cretaceous echinoids: implications for circulation patterns. *Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology* 156:71-88.

O'Connor M.I, Bruno J.F, Gaines S.D, Halpern B.S, Lester S.E, Kinlan B.P, Weiss J.M. 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 1266–1271.

Palumbi SR. 1992. Marine speciation on a small planet. *Tree* 7:114-118

Plante R. 1967. Etude quantitative du benthos de Nosy-Bé: note préliminaire. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogra.* 5:95-108.

Sars, M. 1851. Beretning om en i Sommeren 1849 foretagen zoologisk Reise i Lofoten og Fimarken. *Nyt Magazin for Naturvidenskaberne*, 6: 121-211.

Sene-Silva G. 2003. Revisão Taxonômica e Análise Cladística de *Owenia* (Annelida, Polychaeta). Master Thesis. Universidade Federal do Paraná: Departamento de Ciências Biológicas, Zoologia. 73 p.

Scheltema RS. 1986. Long distance dispersal by planktonic larvae of shoal-water benthic invertebrates among central Pacific Islands. *Bull. Mar. Sci.* 39:241-256.

Scheltema RS. 1989. Planktonic and non planktonic development among prosobranch gastropods and its relationship to the geographic range of species. In: JS Ryland & PA Tyler editors, Olsen & Olsen. *Reproduction, genetics and distribution of marine organisms*, Fredensborg, p. 183-188.

Teixeira RJ. 2012. Taxonomia dos Oweniidae (Annelida, Polychaeta) da Bacia de Campos. B Sc Monograph. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Departamento de Ciências Biológicas. 61 p.

Thiébaud E, Dauvin J, Lagadeuc Y. 1992. *Owenia fusiformis* larvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. I. Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenic vertical migration. *Marine Ecology Progress series* 80:29–39.

Thiebaut E, Dauvin J, Lagadeuc Y. 1994. Horizontal distribution and retention of *Owenia fusiformis* Larvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. *J Mar Biol Ass UK* 74:129–142.

Uschakov PV. 1950. Polychaeta of the Far Eastern Seas of the USSR (in russian). *Akad. Nauk SSSR, Keys to the fauna of the SSSR* 56:1-433.

Verdier-Bonnet C, Carlotti F. 1997. A model of larval dispersion coupling wind-driven currents and vertical larval behaviour: Application to the recruitment of the annelid *Owenia fusiformis* in Banyuls Bay. *Marine Ecology Progress Series* 160:217–231.

Villalobos-Guerrero T. 2009. Oweniidae Rioja, 1917. In: de León-Gonzalez JA, Bastida-Zabala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V. editors. *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Poliquetos (Annelida Polychaeta) México y América Trop.* p. 391–402.

Wiedmann J. 1988. Plate tectonics, sea level changes, climate — and the relationships to ammonite evolution, pro-obiovincialism, and mode of life. In: Wiedmann J, Kullmann J, editors. *Cephalopods. Present and Past*. Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung, Stuttgart.

- Wilson DP. 1932. On the Mitraria Larva of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 221:334.
- Wilson, W.H.J. 1983. Life-history evidence for sibling species in *Axiiothella rubrocincta* (Polychaeta: Maldanidae). Mar. Biol. 76, 297–300.

CAPÍTULO 2

Estratégias de construção de tubos em *Owenia* sp. n.

Revista pretendida: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, ISSN 0022-0981, Fator de Impacto = 2.5, Qualis CAPES = A2

Luiz Silva¹, Paulo da Cunha Lana¹.

^{1,2}Centro de Estudos do Mar, Universidade Federal do Paraná, Av. Beira Mar s/n, 83255-976, Pontal do Paraná, Paraná, Brasil

Resumo

Além de sua evidente função de proteção e refúgio, tubos construídos por animais aquáticos são também essenciais para sustentar atividades de respiração, alimentação e reprodução. Tubos de poliquetas podem ser secretados ou construídos a partir de materiais exógenos como minerais, algas e detritos animais e vegetais, geralmente dispostos sobre uma matriz mucosa. Espécies de *Owenia* têm reconhecidamente a capacidade de selecionar partículas para a construção de seus tubos, utilizando sua coroa tentacular anterior e um conjunto de três lábios carnosos na região bucal. No entanto, são poucos os estudos que avaliaram esta capacidade de seleção e aglutinação de partículas, que dá origem a tubos tipicamente imbricados. O presente estudo testa a capacidade de seleção e a preferência por diferentes tamanhos de partículas na construção dos tubos por indivíduos adultos de *Owenia* sp. n. O teste se baseou em experimentos de laboratório, com a oferta de quatro tipos de substrato homogêneo (silte-argila a areia grossa) e quatro tipos de substrato misto. Após aclimação, tubos ocupados por indivíduos adultos e provenientes da Baía da Babitonga (Santa Catarina, sul do Brasil) foram quebrados na região mediana em laboratório. O processo de reconstrução foi sistematicamente acompanhado nos oito tipos de substrato oferecidos. Animais totalmente removidos são incapazes de construir novos tubos. Apesar de capazes de manipular desde areia fina até areia grossa na construção do tubo, adultos de *Owenia* sp. n. não conseguem utilizar silte-argila. Adultos mostram uma clara preferência por partículas maiores como areia média e areia grossa. Em situações extremas, os animais podem reconstruir seus tubos utilizando apenas detritos filamentosos. Nossos resultados suportam a ideia de que indivíduos de *Owenia* aumentam a sua capacidade de seleção e preferem partículas cada vez maiores, à medida que crescem, embora possam se adaptar a fundos com predominância de partículas menores, como areia fina.

Palavras-chave: Poliqueta, Comportamento, Preferência, Partículas

1. Introdução

Uma das características mais marcantes de muitos poliquetas é a capacidade de construir tubos, que podem estar inseridos no sedimento ou parcialmente expostos na interface com a coluna d'água (Merz, 2015; Shah et.

al., 2015; Vinn, 2009; Zhao et al., 2005). Essas estruturas são inteiramente secretadas pelos animais ou construídas a partir de silte, grãos de areia, fragmentos de conchas, pedaços de plantas e algas aderidos a uma matriz mucosa (Dufour et al., 2008; Fisher et al., 2000; Fournier et al., 2010; Vinn, 2011).

A presença de tubos aumenta reconhecidamente a heterogeneidade do substrato, promovendo maior diversidade biológica com a disponibilização de mais habitats e nichos potenciais. O aumento da diversidade está também relacionado à estabilização dos substratos promovida pelos tubos, que ainda podem prover refúgio contra predadores e substrato para microfilmes bacterianos que servem de alimento para outros organismos (Callaway, 2006; Callaway et al., 2010; Hoey et al., 2008; Kicklighter e Hay, 2007; Luckenbach, 1986; Ryer et al., 2013).

Dentre os poliquetas tubícolas, as espécies da família Oweniidae ocorrem em todos os oceanos, desde áreas tropicais até polares (Dauvin, 1994). As espécies do gênero *Owenia* compartilham uma característica diagnóstica muito marcante, que são os tubos construídos por grãos de areia altamente selecionados (Koh e Bhaud, 2001; Koh e Bhaud, 2003; Koh et al., 2003; Martin et al., 2006). Esta estratégia adaptativa se reflete no padrão de distribuição das populações de espécies do gênero *Owenia*, que podem ser muito comuns em fundos arenosos ou de substrato mais grosseiro (Pinedo et al., 2000).

Apesar dos muitos estudos sobre os padrões de distribuição de populações de *Owenia* em fundos sublitorais (Dauvin e Gillet, 1991; Pinedo et al., 2000), permanece pouco conhecida a capacidade de seleção de grãos por indivíduos adultos.

As espécies desse gênero possuem palpos labiais usados para selecionar as partículas que são a seguir coalescidas por muco no processo de construção dos tubos (Dales, 1957). As características dos tubos de adultos refletem o próprio processo de crescimento do poliqueta, com as partículas mais finas na porção posterior e as partículas mais grosseiras na anterior. A forma como o poliqueta insere a partícula na matriz mucosa é essencial no processo de construção do tubo, já que há uma clara preferência pela inserção a partir das bordas mais estreitas (Noffke et al., 2009). Há evidências de

assentamento bem-sucedido de larvas mitrária do gênero *Owenia* em sedimentos com até cinco por cento de argila (Pinedo et al., 2000). Por outro lado, raramente há recrutamento populacional em fundos com alta porcentagem de silte e argila. Para explicar este padrão, Noffke et al. (2009) sugeriram que os animais demandam partículas cada vez maiores para construção de seus tubos, à medida que crescem.

Owenia sp. n. é um poliqueta tubícola da família Oweniidae, equivocadamente referida na literatura regional a *Owenia fusiformis* Delle Chiaje, 1844. É uma espécie bastante comum em fundos sublitorais arenosos da Baía da Babitonga e de outros sistemas estuarinos da costa sul do Brasil (Sene-Silva, 2003; capítulo 1 desta dissertação). Apesar de ser relativamente comum em coletas bênticas, não há quaisquer estudos sobre a sua biologia e ecologia.

O objetivo desse estudo foi descrever a composição mineralógica e granulométrica dos tubos e testar a capacidade de seleção e a preferência por diferentes tamanhos de partículas por indivíduos adultos de *Owenia* sp. n. no processo de construção. O teste se baseou em experimentos de laboratório, com a oferta de quatro tipos de substrato homogêneo (silte-argila a areia grossa) e quatro tipos de substrato misto.

2. Materiais e métodos

2.1. Proveniência dos animais

As coletas foram realizadas em dois locais na área do Porto de São Francisco do Sul (26° 14.225'S 48° 38.387'O e 26° 14.102'S 48° 38.333'O) e na Praia de Paulas (26° 13.794'S 48° 37.496'O), na Baía da Babitonga, em Santa Catarina, sul do Brasil (Fig. 1). Para a coleta dos animais foi utilizado um pegador de fundo do tipo Petersen.

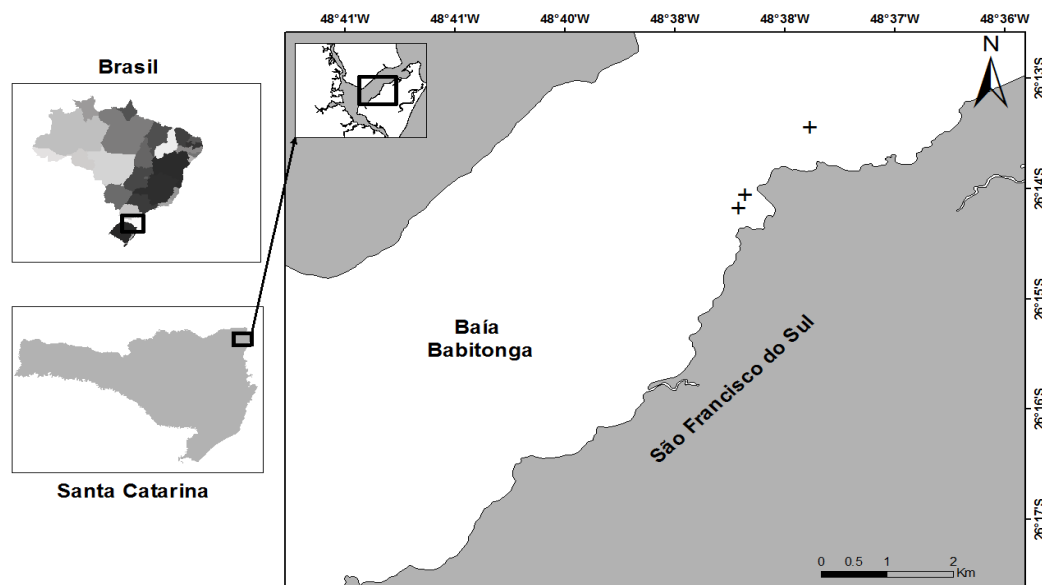


Fig.1. Baía da Babitonga, norte de Santa Catarina com indicação dos locais de coleta, na área do Porto de São Francisco do Sul e na Praia de Paulas.

No total, 350 tubos ocupados de *Owenia* sp. n. foram coletados durante os meses de abril a novembro de 2014, separados manualmente em campo e acondicionados em potes de plástico com água do mar. Posteriormente foram levados até o Laboratório de Bentos do Centro de Estudos do Mar da Universidade Federal do Paraná e mantidos em aquários com sedimento do local de coleta, aeração constante e fotoperíodo de 12/12h.

2.2 Composição mineralógica e granulométrica dos tubos

Cerca de 300 partículas por tubo, desagregadas de 40 tubos imersos em peróxido de hidrogênio a 30% durante cinco dias, foram utilizadas para análises da composição mineralógica e da textura dos grãos (Noffke et al., 2009). As partículas foram categorizadas como minerais de quartzo, minerais pesados, fragmentos de concha e de equinodermos. A identificação dos minerais foi realizada com um microscópio petrográfico no Laboratório de Análises de Minerais e Rochas (LAMIR - UFPR). A granulometria dos tubos foi analisada no Laboratório de Oceanografia Geológica (LOGeo) do CEM/UFPR com um granulômetro a laser, Microtrac SDC S3500.

2.3. Avaliação experimental das estratégias de construção de tubos

A capacidade de seleção e a preferência por distintas classes texturais do sedimento foram testadas experimentalmente com a oferta para indivíduos adultos de substratos variando de silte-argila a areia grossa. O sedimento utilizado nos experimentos foi coletado na praia exposta em Pontal do Sul, em frente ao Centro de Estudos do Mar (CEM), com exceção da fração de silte-argila coletada no Canal da Cotinga, próximo à foz do Rio do Maciel, na Baía de Paranaguá. Para separação das diversas classes texturais usadas nos experimentos, os sedimentos foram secados em estufa e peneirados com o auxílio de RoTAP no Laboratório de Oceanografia Geológica (LOGeo/UFPR).

Um experimento piloto foi realizado para testar a capacidade de reconstrução por animais totalmente removidos dos tubos. Todos os animais adultos assim testados se mostraram incapazes de reconstruir tubos completos, morrendo em poucos dias. Esta resposta foi utilizada para a definição dos testes experimentais de capacidade de seleção e de preferência, realizados sequencialmente ao longo de um período de 10 meses, entre abril de 2014 e janeiro de 2015.

Com base no resultado do experimento piloto, todos os tubos utilizados no desenho experimental foram sistematicamente quebrados na região mediana com o auxílio de duas pinças sob microscópio estereoscópio, com a remoção e descarte da porção anterior. Em menos de 10 % dos casos, a parte anterior do tubo foi mantida nos experimentos, pois os animais haviam se deslocado para ela no momento da ruptura. Todos os experimentos foram realizados em uma câmara de cultivo do CEM sob temperaturas de 19 a 20°C, salinidade de 32 a 35 UPS, fotoperíodo de 12/12h, aeração constante e água do mar previamente filtrada através de uma peneira com abertura de malha de 100 µm. A renovação da água foi feita a cada dois dias e os animais se alimentaram com o fitoplâncton da água do local de coleta. A capacidade de seleção e a preferência por distintas classes texturais do sedimento foram testadas, sempre após um dia de aclimação, com a oferta de quatro tipos de sedimento homogêneo (silte-argila, areia fina, areia média e areia grossa) e três tipos de sedimento misto (areia fina + areia média, areia média + areia

grossa e areia fina + areia grossa) para indivíduos adultos. Foi feito igualmente um tratamento confirmatório do experimento piloto, com remoção completa de animais adultos e oferta de Eppendorfs como tubos artificiais, em sedimento do local de origem dos animais, sem qualquer processamento adicional.

Em cada um dos oito tratamentos, foram utilizados nove béqueres de 1 L com 200 mL de sedimento e 700 mL de água do mar. Em cada béquer foram colocados três indivíduos, separados no fundo do recipiente por divisões de lâminas de vidro, totalizando 27 indivíduos por tratamento, que tiveram duração fixa de três semanas.

No início e no final de cada tratamento, os tubos foram fotografados com uma câmera Sony NEX3. O processamento das imagens e a medição dos tubos foram realizados respectivamente com os aplicativos Photoshop CS6 e ImageJ.

Além dos tratamentos experimentais, foram realizadas filmagens do comportamento de construção dos tubos. As filmagens sempre foram feitas com dois a cinco organismos, em tubos parcialmente seccionados e mantidos em substratos dos locais originais de coleta da Baía da Babitonga. As filmagens foram feitas com um microscópio digital (Avamscope Maxx) conectado a um computador. Foram obtidos 163 filmes, com durações variáveis de 24 a 48 horas. Parte destes registros em vídeo está disponível em um CD anexado à dissertação e posteriormente em site online específico da revista-alvo.

3. Resultados

3.1 Composição mineralógica e granulométrica dos tubos

O tamanho dos tubos variou de 19 a 57 mm (n=40). O tamanho médio das partículas variou de areia muito fina a areia muito grossa, com predomínio de areia média e grossa (Fig. 2).

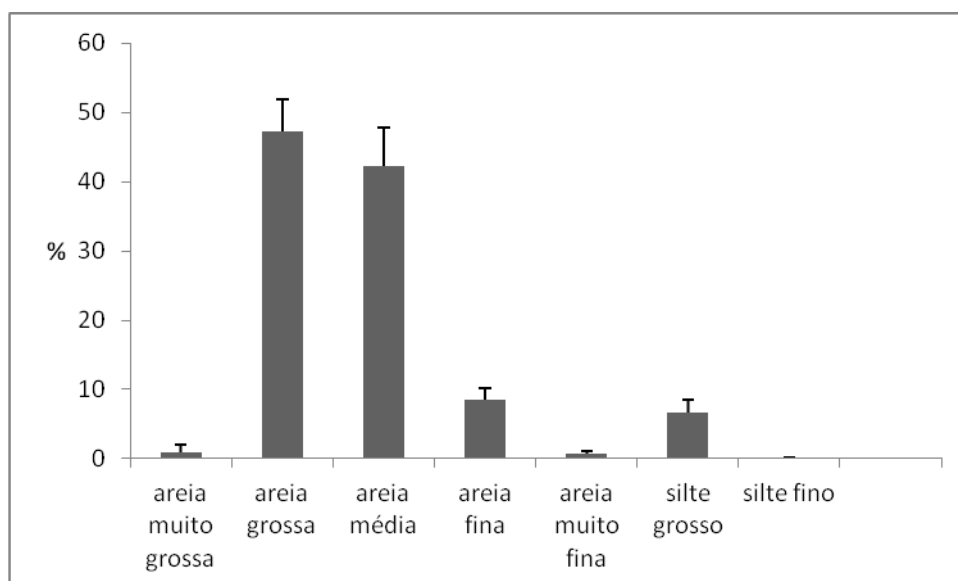


Fig. 2. Frações de tamanhos de grãos dos tubos de *Owenia* sp. n. (n=40). Barra de erro indica o desvio padrão.

A disposição das partículas seguiu um padrão tipicamente imbricado (Fig. 3). As partículas menores – silte-argila e areia fina - foram inseridas por completo na matriz mucosa, enquanto as maiores foram inseridas apenas parcialmente por uma de suas bordas.

Quartzo foi a partícula mais abundante nos tubos (99%), seguido de magnetita (0,6%), biotita (0,39%) e carbonatos dos fragmentos de conchas e equinodermos (0,01%).



Fig. 3. Tubo de *Owenia* sp. n. com a distribuição tipicamente imbricada das partículas. A seta indica a região posterior do tubo desprovida de partículas e formada apenas pela matriz mucosa.

3.2. Avaliação experimental das estratégias de construção de tubos

Capacidade de reconstrução de tubos após remoção completa dos animais

Nenhum animal removido por completo foi capaz de reconstruir novos tubos. Dos 27 indivíduos, sete indivíduos morreram 2 dias após o início do experimento. Mesmo com a renovação diária da água, os 20 indivíduos restantes morreram nos 3-5 dias seguintes. Registros do comportamento indicaram movimentos corporais desordenados e incapacidade de produção de muco.

Reconstrução dos tubos com oferta de silte-argila

Nenhum dos indivíduos testados foi capaz de reconstruir os tubos com silte-argila, mas 19 indivíduos usaram filamentos de detritos vegetais presentes no sedimento (Fig. 4). Mesmo estas porções reconstruídas com detritos

mantiveram o padrão imbricado, variando de 2,3 mm a 12,7 mm de comprimento (Fig. 4). Como tubos construídos com detritos nunca são encontrados nos locais de vida das populações da Baía da Babitonga, um experimento confirmatório foi realizado após a eliminação completa da matéria orgânica do sedimento, por combustão. O experimento confirmatório foi realizado no período de 22/08/2014 a 11/09/2014 e após três semanas nenhum animal foi capaz de reconstruir a porção removida do tubo, porém todos os indivíduos permaneceram ativos até o final do experimento.

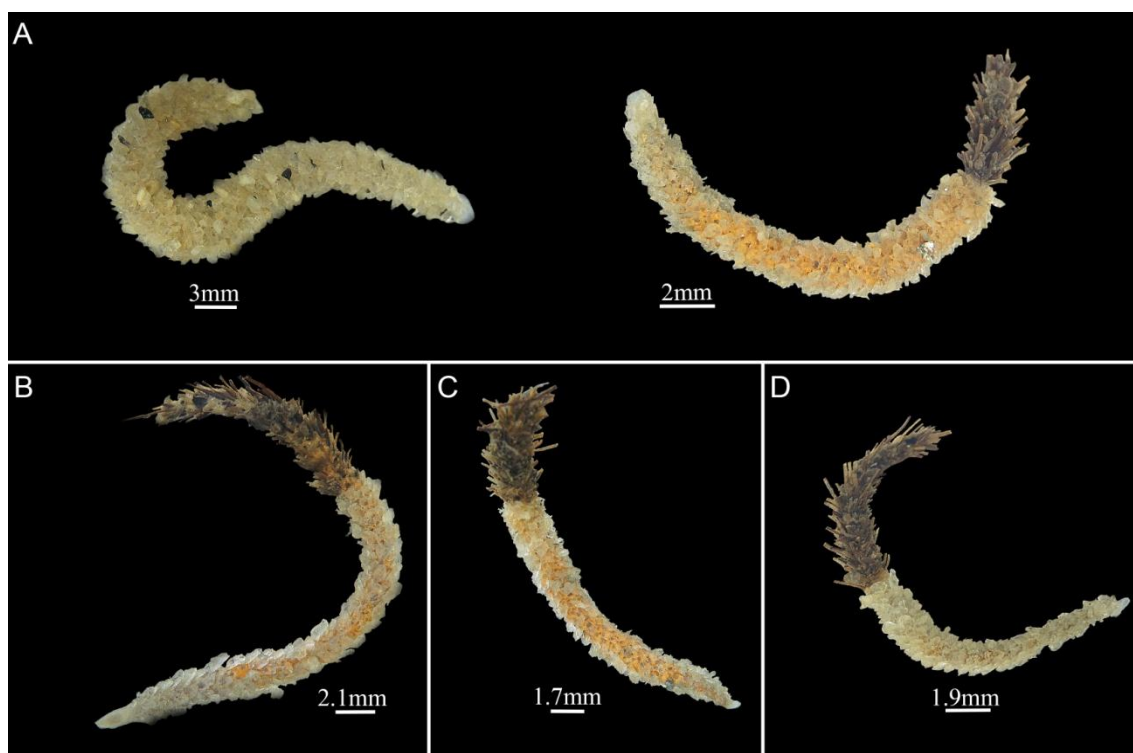


Fig. 4. Tubos no início (A) e no final (B, C e D) do tratamento de oferta de silte-argila, com reconstrução a partir de filamentos de detritos vegetais.

Reconstrução dos tubos com oferta de areia fina

20 indivíduos reconstruíram seus tubos com areia fina (Fig. 5). O comprimento da seção reconstruída variou de 3,4 a 4,7 mm e a disposição das partículas seguiu o padrão imbricado (Fig. 5 B e C) ou não apresentou um padrão definido (Fig. 5 A), com as partículas inseridas de forma aleatória, e completamente aderidas ao muco, sem sobreposição. Os outros sete indivíduos não construíram novas seções do tubo a partir do sedimento ofertado, mas permaneceram vivos e ativos até o final do experimento.

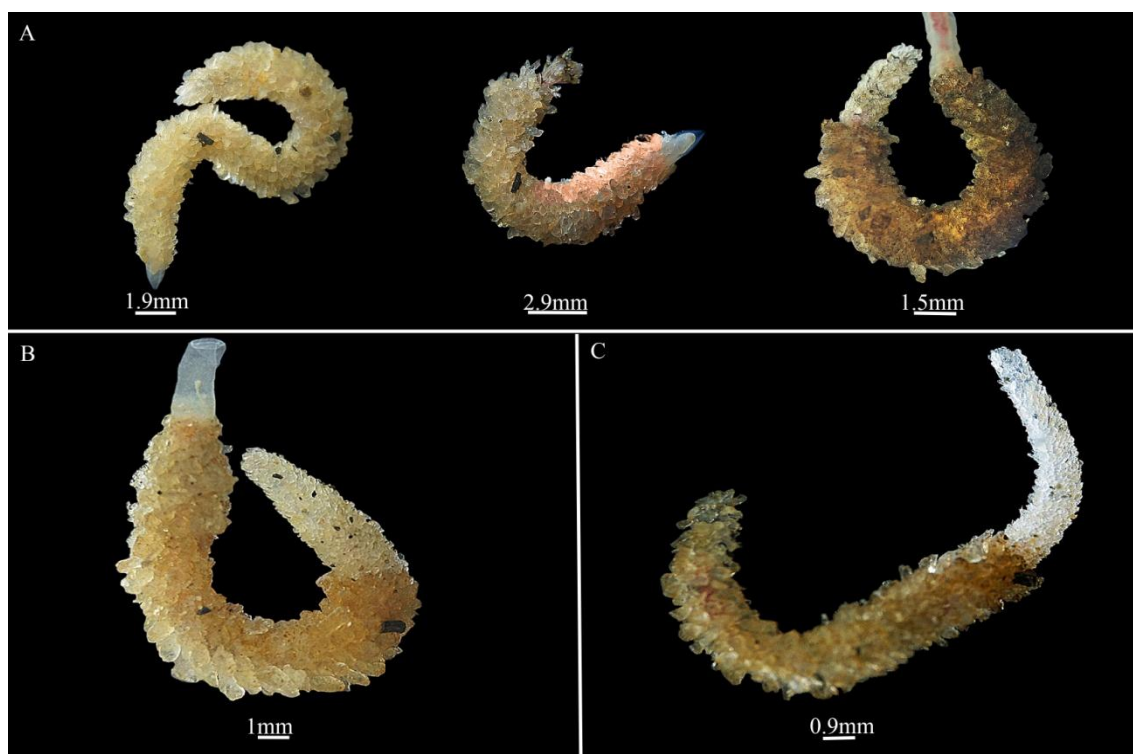


Fig. 5. Tubo íntegro no início do tratamento, após quebra na região mediana e reconstruído após oferta de areia fina (A), tubos reconstruídos após quebra na região mediana (B e C).

Reconstrução dos tubos com oferta de areia média

23 indivíduos reconstruíram seus tubos com areia média (Fig. 6). Os quatro indivíduos restantes não reconstruíram novas seções do tubo, mas permaneceram vivos até o fim do experimento. O comprimento da seção reconstruída variou de 7,1 mm a 16,6 mm. Alguns indivíduos reconstruíram seus tubos em ambas as extremidades (Fig. 6 A). A disposição das partículas no tubo seguiu o padrão imbricado.

Neste tratamento experimental, a distinção entre seções novas e antigas dos tubos foi dificultada pelo fato da areia média ser naturalmente mais frequente em tubos íntegros. Esse impasse foi resolvido comparando fotos do início e final do tratamento.



Fig. 6. Tubo íntegro no início do tratamento, após quebra na região mediana e reconstruído com a oferta de areia média (A), tubos reconstruídos com areia média após quebra na região mediana (B, C e D), setas indicam as secções reconstruídas.

Reconstrução dos tubos com oferta de areia grossa

26 indivíduos reconstruíram seus tubos com areia grossa (Fig. 7). Um único indivíduo foi incapaz de reconstruir o tubo, morrendo 8 dias antes do fim do experimento. O comprimento das seções reconstruídas variou de 4.6 a 7.4 mm e a disposição das partículas seguiu o padrão imbricado (Fig. 7).

Neste tratamento experimental, a distinção entre seções novas e antigas dos tubos foi também dificultada pelo fato da areia grossa ser mais frequente em tubos íntegros. Esse impasse foi resolvido comparando fotos do início e final do tratamento.

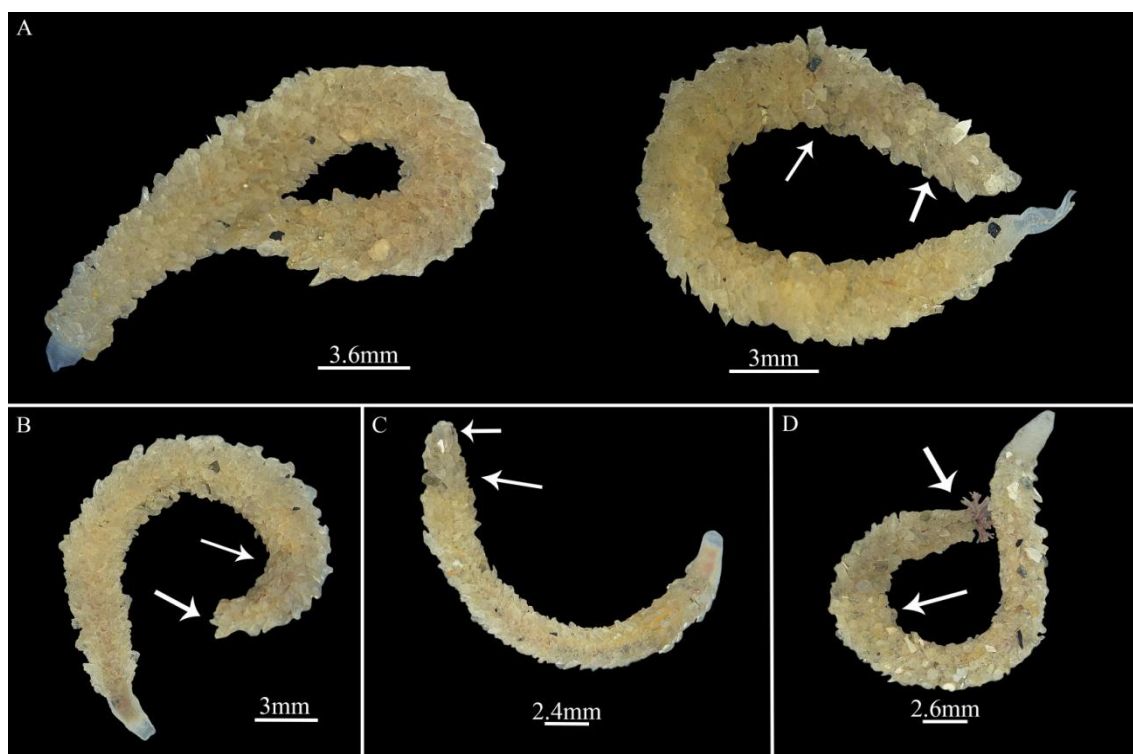


Fig. 7. Tubo íntegro no início do tratamento e reconstruído após quebra na região mediana com oferta de areia grossa (A), tubos reconstruídos após quebra na região mediana com oferta de areia grossa (B, C, D), setas indicam as seções reconstruídas.

Reconstrução dos tubos com oferta de areia fina e areia média

25 indivíduos reconstruíram seus tubos com areia média (Fig. 8); areia fina não foi encontrada nas seções reconstruídas. A disposição das partículas nas novas seções, com comprimento de 3,2 a 9,5 mm, seguiu sempre o padrão imbricado (Fig. 8).



Fig. 8. Tubo íntegro e reconstruído com areia média após quebra na região mediana e oferta de sedimento misto (A), tubos reconstruídos com areia média após oferta de sedimento misto de areia fina + areia média (B, C e D).

Reconstrução dos tubos com oferta de areia fina e areia grossa

24 indivíduos reconstruíram os tubos com areia grossa (Fig. 9). Areia fina não foi encontrada nas seções reconstruídas. Três indivíduos não reconstruíram seus tubos até o final do experimento. A disposição das partículas nas seções reconstruídas, com comprimento variando entre 4,3 e 17,2 mm de seguiu o padrão imbricado (Fig. 9).

Não houve dificuldades para a distinção de seções antigas e reconstruídas, pois as últimas sempre possuíam mais fragmentos de conchas e minerais escuros do que as primeiras.



Figura 9. Tubo íntegro e reconstruído com areia grossa após quebra na região mediana (A), tubos reconstruídos com areia grossa após oferta de sedimento misto de areia fina + areia grossa (B, C e D).

Reconstrução dos tubos com oferta de areia média e areia grossa

19 indivíduos reconstruíram os tubos com areia média e areia grossa (Fig. 10) e 8 indivíduos não reconstruíram os tubos até o fim do experimento. Os animais utilizaram ambos os tamanhos de partículas na construção das novas seções, cujo comprimento variou de 5 a 17,5 mm, sempre com disposição imbricado (Fig. 10).



Fig. 10. Tubo íntegro e reconstruído com areia média e grossa após quebra na região mediana (A), tubos reconstruídos com areia média e areia grossa (B, C e D), setas indicam sessões reconstruídas.

Registros comportamentais por filmagem e observações sob lupa

Após a ruptura para realização dos tratamentos, os animais sempre retraem a porção exposta do corpo e se enrolam na seção restante do tubo. Cessada a perturbação, os animais se desenrolam e invertem sua posição original, deslocando-se para a seção posterior dos tubos. Com movimentos peristálticos do corpo e com a própria coroa tentacular iniciam um processo de enterramento, movendo ativamente as partículas do sedimento. Ao final deste processo, apenas uma seção anterior dos tubos permanece visível na interface do sedimento. A coroa tentacular é então projetada, passando a explorar o sedimento ao redor. As seções visíveis dos tubos podem ser fortemente dobradas ou distendidas nestas atividades exploratórias. Em tubos distendidos, o padrão imbricado é perdido momentaneamente, surgindo um claro espaçamento entre as partículas. A partir deste momento, os animais passam a fixar novas partículas ao tubo, com a produção de muco. Partículas maiores são geralmente fixadas apenas pela borda mais estreita, enquanto partículas finas são aglutinadas por inteiro na matriz mucosa.

Períodos relativamente longos de exploração do sedimento se alternam com a suspensão da coroa de tentáculos na coluna d'água. Nestas situações, os animais permanecem relativamente estáticos, dentro do tubo ereto, movimentando os ramos da coroa tentacular. Os ramos tentaculares são capazes de movimentação independente, o que confere aos animais uma maior flexibilidade para a captura e fixação de novas partículas aos tubos.

Após tatear partículas individuais com a coroa tentacular, os animais as deslocam ao longo dos tentáculos que se dobras até a posição final em que são aderidas aos tubos. Partículas são frequentemente rejeitadas e devolvidas ao sedimento.

A atividade de exploração e captura de partículas deixa sempre áreas do substrato no entorno imediato dos tubos desprovidos de filmes de microalgas.

Os animais são capazes de se deslocar, enterrando-se no sedimento com movimentos peristálticos e com o uso da coroa tentacular, deslocando os tubos na escala de milímetros a centímetros e reaparecendo em outras áreas. Em algumas situações, os animais conseguiram até mesmo passar por baixo das lâminas de vidro que os separavam em cada béquer.

Frequentemente após se deslocarem e explorarem o substrato, os animais se retraem e eliminam pelotas fecais pela extremidade anterior dos tubos.

Quando estressados pela necessária manipulação experimental, os animais se contraem nos tubos, formando um S.

Infelizmente não foi possível obter filmagens de boa qualidade e resolução durante o período noturno, quando os animais se mantêm bastante ativos. A resolução do microscópio digital fica reduzida sob iluminação reduzida e não foi possível resolver o problema logístico.

4. Discussão

Poliquetas sabelídeos dos gêneros *Spirographis* e *Sabella* são reconhecidamente capazes de sobreviver quando totalmente removidos de seus tubos e mantidos em água aerada ou em tubos artificiais (Munro Fox, 1938; Ehrlich, 2010). Seguindo um padrão de respostas distinto, os tubos se mostraram essenciais para a sobrevivência de indivíduos adultos de *Owenia* sp. n. Quando inteiramente removidos dos tubos, todos os animais morreram

em poucos dias, mesmo quando mantidos sob aeração com oferta de tubos artificiais. Esta resposta dos oweniídeos está claramente relacionada com a necessidade de renovação constante da água através de movimentos rítmicos do corpo. Nestes casos, os tubos fornecem a sustentação mecânica para os movimentos peristálticos do corpo, essenciais para a respiração (Munro Fox, 1938). Mantidos dentro dos tubos, muitas espécies de poliquetas são de fato capazes de sobreviver em ambientes hipóxicos ou anóxicos (Munro Fox, 1938; Well e Warren, 1981).

Por outro lado, adultos de *Owenia* sp. n. são muito eficientes na reparação e reconstrução de tubos parcialmente danificados, como já relatado para outras espécies do gênero (Koh e Bhaud, 2001). As implicações adaptativas são óbvias, particularmente no caso de animais que têm suas extremidades anteriores expostas a predadores. O material utilizado para a reconstrução dos tubos depende primariamente da natureza, tamanho, disponibilidade e abundância de partículas no entorno imediato dos animais, com uma clara preferência por material mais grosseiro. Esta capacidade de seleção é evidenciada pela evidente variabilidade na composição de tubos provenientes de um mesmo local, que podem apresentar predomínio de fragmentos de conchas ou de quartzo (obs. pessoais). Esta flexibilidade na escolha de partículas nem sempre pode ser observada nos tratamentos, devido a artefatos de técnica intrínsecos ao método experimental utilizado. Por exemplo, o processo de preparação do substrato para a oferta de areia fina implicou a retenção da fração mais grosseira de fragmentos de conchas em peneiras com tamanho de malha superior. Isto obviamente impediu sua utilização nas seções reconstruídas dos tubos.

A capacidade de escolha de partículas poderia ter implicações taxonômicas de valor diagnóstico, se fosse espécie-específica. No entanto, não há consenso entre especialistas no grupo a respeito da questão. Koh e Bhaud (2003) sugeriram que a composição dos tubos em *Owenia* pode ser de fato espécie-específica, mas Ford e Hutchings (2010) rejeitaram a ideia em sua revisão dos oweniídeos da Austrália. Os resultados dos presentes tratamentos experimentais de certa forma reforçam o ponto de vista de Ford e Hutchings (2010), na medida em que adultos de *Owenia* sp. n. mostram grande

capacidade adaptativa a substratos muito variados, podendo mesmo reconstruir tubos a partir de detritos vegetais filamentosos.

Por outro lado, a capacidade de reconstrução é bastante limitada quando há oferta ou disponibilidade apenas de partículas muito finas. Adultos de *Owenia* sp. n são incapazes de reconstruir seções do tubo usando silte-argila. Segundo Watson (1901), Dales (1957) e Fager (1964), espécies de *Owenia* ingerem sedimento siltico-argiloso e selecionam as partículas mais grosseiras para construção dos tubos. Este comportamento trófico está certamente relacionado com os maiores teores de matéria orgânica associados a sedimentos muito finos (Cammen, 1982; Grémare, 1988; Hylleberg, 1975).

A seleção de partículas em espécies de *Owenia* é feita por um órgão labial (*lippean organ* na literatura inglesa). Com este órgão, os animais são capazes de reconhecer ou detectar o tamanho e formato das partículas (Watson, 1901). Dales (1957) descreve-o como um conjunto de três lábios carnosos capazes de manipular e aglutinar as partículas na matriz mucosa, localizados na parte interna central da coroa tentacular, na região bucal. Apesar do seu papel ativo na seleção de partículas e construção dos tubos, partículas maiores como fragmentos de conchas podem ser aderidas à matriz exclusivamente pela coroa de tentáculos, sem intervenção dos lábios.

A adesão das partículas maiores ao tubo por apenas uma de suas bordas é uma característica aparentemente compartilhada por todos os oweniídeos. Segundo Jumars et al. (2015), este padrão, que leva à típica disposição imbricada, é essencial para garantir a elasticidade ou flexibilidade dos tubos. Esta flexibilidade garante, por sua vez, maior eficiência na resposta a predadores e nas atividades de movimentação e alimentação. Por outro lado, a inserção das partículas pela borda mais estreita não é compartilhada por todas as espécies do gênero, já que *O. borealis* e *O. gomsoni* inserem as partículas pela borda mais larga (Koh e Bhaud, 2001; 2003a e b). Ao contrário do comportamento relatado para *Owenia fusiformis* (Watson, 1901), adultos de *Owenia* sp. n. são capazes de construir novas seções em ambas as extremidades do tubo.

Adultos de *Owenia* sp. n são capazes de aglutinar desde areia fina até areia grossa na matriz mucosa. Oweniídeos podem reconhecidamente subsistir em substratos com predominância de areia fina (Dauvin e Gillet, 1991; Pinedo

et al., 2000). Nestas situações, pode ocorrer a eventual ausência do padrão imbricado, como observado por Koh e Bhaud (2003) ou pelos presentes tratamentos experimentais. No entanto, tubos construídos com areia mais fina, integralmente englobadas na matriz mucosa, tenderão a ser menos flexíveis ou menos distensíveis, o que poderá reduzir a aptidão dos animais.

Foi registrada uma clara preferência por partículas progressivamente maiores à medida que os animais crescem, como sugerido para *Owenia fusiformis* por Noffke et al. (2009) e Pinedo et al. (2000). Embora não tenha sido possível o teste experimental com juvenis no presente trabalho, este padrão comportamental sugere alterações importantes na capacidade de seleção de grãos desde os primeiros estágios de vida até a fase adulta. Juvenis de *Owenia fusiformis* precisam de pelo menos 5% de silte-argila no substrato para iniciar a construção dos tubos (Pinedo et al., 2000). Fager (1964) notou que juvenis desta espécie selecionam mais de 95% de partículas pequenas de hornblenda, mineral raro no sedimento analisado; no entanto, à medida que crescem, aumenta também a sua preferência por grãos maiores e mais angulares, como fragmentos de conchas e grãos de quartzo. Self e Jumars (1988) mostraram que indivíduos adultos de *Owenia fusiformis* preferem partículas mais angulares em vez de partículas esféricas. A preferência por partículas maiores também se reflete nos tubos encontrados na natureza, como foi mostrado para *Owenia* sp. n.

Em síntese, fornecemos evidências factuais de que adultos de *Owenia* sp. n. são capazes de usar um espectro variado de grãos para a construção de seus tubos, desde areia fina até areia grossa ou fragmentos calcários. Apesar da clara preferência por partículas maiores, isto possibilita sua ocorrência em sedimentos de composição muito variada. Por outro lado, a aptidão funcional das populações desta espécie deve ser menor em substratos com predominância de sedimentos mais finos. Nestas situações os tubos tenderão a ser menos flexíveis ou distensíveis, com claras implicações para a eficiência do deslocamento, da alimentação ou das respostas a predadores. Experimentos com larvas recém-recrutadas e juvenis, já disponíveis para outros grupos de poliquetas (Hentschel, 1996; Shimeta, 1996, 1997), são ainda necessários para testar estas mudanças comportamentais ao longo da vida de oweniídeos e validar as presentes inferências e conclusões.

Referências

- Callaway, R., 2006. Tube worms promote community change. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 308, 49–60. doi:10.3354/meps308049
- Callaway, R., Desroy, N., Dubois, S.F., Fournier, J., Frost, M., Godet, L., Hendrick, V.J., Rabaut, M., 2010. Ephemeral bio-engineers or reef-building polychaetes: how stable are aggregations of the tube worm *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)? *Int. Comp. Bio.* 50, 237–250
- Dales, P., 1957. The Feeding Mechanism and Structure of the gut of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 36, 81–89.
- Dauvin, J.-C., Gillet, P., 1991. Spatio-temporal variability in population structure of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Annelida: Polychaeta) from the Bay of Seine (eastern English Channel). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 152, 105–122.
- Dauvin J.-C., Thiébaud, E., 1994. Is *Owenia fusiformis* a cosmopolitan species? *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris* 162:83–404.
- Dufour, S.C., White, C., Desrosiers, G., Juniper, S.K., 2008. Structure and composition of the consolidated mud tube of *Maldane sarsi* (Polychaeta: Maldanidae). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 78, 360–368. doi:10.1016/j.ecss.2007.12.013
- Ehrlich, H., 2010. Biological Materials of Marine Origin, Glass. doi:10.1007/978-90-481-9130-7
- Fager, E.W., 1964. Marine Sediments: Effects of a Tube-Building Polychaete. *Science*. 143, 356–8. doi:10.1126/science.143.3604.356
- Fisher, R., Pernet, B., Reiter, J. 2000. Oranomirelization of cirratulide tubes-fossil recent examples. *Facies*. 42: 35–50.
- Ford, E., Hutchings, P., 2010. An analysis of morphological characters of *Owenia* useful to distinguish species: description of three new species of *Owenia* (Oweniidae: Polychaeta) from Australian waters. *Mar. Ecol.* 26, 181–196. doi:10.1111/j.1439-0485.2005.00062.x
- Grémare, A., 1988. Feeding, tube-building and particle-size selection in the terebellid polychaete *Eupolymnia nebulosa*. *Mar. Biol.* 252, 243–252.
- Fournier, J., Etienne, S., Le Cam J.-B., 2010. Inter- and intraspecific variability in the chemical composition of the mineral phase of cements from several tube-build buinging polychaetes. *Geobios*.43, 191–200.
- Hentschel, B.T., 1996. Ontogenetic changes in particle-size selection by deposit-feeding spionid polychaetes: the influence of palp size on particle contact. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 206, 1–24. doi:10.1016/S0022-0981(96)02623-8

- Hylleberg, J., 1975. Selective feeding by *Abarenicola pacifica* with notes on *Abarenicola vagabunda* and a concept of gardening in lugworms. *Ophelia* 14, 113–137. doi:10.1080/00785236.1975.10421972
- Jumars, P.A., Dorgan, K.M., Lindsay, S.M., 2015. Diet of Worms Emended : An Update of Polychaete Feeding Guilds Appendix A Family-by-Family Review [Advance copy]. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 1–340. doi:10.1146/annurev-marine-010814-020007
- Kicklighter, CE., Hay, ME., 2007. To avoid or deter: inter-actions among defense strategies in sabellid worms. *Oecologia*. 151, 161-173.
- Koh, B-S., Bhaud, MR., 2003. Identification of new criteria for differentiating between populations of *Owenia fusiformis* (Annelida, Polychaeta) from different origins: Rehabilitation of old species and erection of new species. *VIE ET MILIEU* 53:65-95.
- Koh, B.-S., Bhaud, M.R., Jirkov, I. A., 2003. Two new species of *Owenia* (Annelida: Polychaeta) in the northern part of the North Atlantic Ocean and remarks on previously erected species from the same area. *Sarsia North Atl. Mar. Sci.* 88, 175–188. doi:10.1080/00364820310001318
- Luckenbach, M.W., 1986. Sediment stability around animal tubes: The roles of hydrodynamic processes and biotic activity. *Limnol. Oceanogr.* 31, 779–787. doi:10.4319/lo.1986.31.4.0779
- Martin, D., Koh, B.-S., Bhaud, M., Dutrieux, E., Gil, J., 2006. The genus *Owenia* (Annelida : Polychaeta) in the Persian Gulf , with description of *Owenia persica* sp . nov. *Org. Divers. Evol.* 15, 1–21.
- Merz, A.R., 2015. Textures and traction : how tube-dwelling polychaetes get a leg up. *Invertebrate Biology*. 134, 61–77. doi:10.1111/ivb.12079
- Munro, F.H., 1938. Function of the tube in sabbelid worms. *Nature* 141, 163.
- Noffke, A., Hertweck, G., Kröncke, I., Wehrmann, a., 2009. Particle size selection and tube structure of the polychaete *Owenia fusiformis*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 81, 160–168. doi:10.1016/j.ecss.2008.10.010
- Pinedo, S., Sardá, R., Rey, C., Bhaud, M., 2000. Effect of sediment particle size on recruitment of *Owenia fusiformis* in the Bay of Blanes (NW Mediterranean Sea): an experimental approach to explain field distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 203, 205–213.
- Ryer, CH., Spencer, ML., Iseri, P., Knoth, BA., Laurel, BJ., Stoner, AW., 2013. Polychaete worm tubes modify juvenile northern rock sole *Lepidopsetta polyxystra* depth distribution in Kodiak nurseries. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 446, 311-319.

- Shah, D.U., Vollrath, F., Stires, J., Deheyn, D.D., 2015. The biocomposite tube of a chaetopterid marine worm constructed with highly-controlled orientation of nano filaments. *Mater. Sci. Eng. C* 48, 408–415. doi:10.1016/j.msec.2014.12.015
- Shimeta, J., 1996. Particle-size selection by *Pseudopolydora paucibranchiata* (Polychaeta: Spionidae) in suspension feeding and in deposit feeding: influences of ontogeny and flow speed. *Mar. Biol.* 126, 479–488. doi:10.1007/BF00354630
- Shimeta, J., Koehl, M. a. R., 1997. Mechanisms of particle selection by tentaculate suspension feeders during encounter, retention, and handling. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 209, 47–73. doi:10.1016/S0022-0981(96)02684-6
- Rasband, W.S., ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2014.
- Sene-Silva., 2003. Revisão taxônomica e análise cladística de *Owenia*. 89 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Van Hoey, G., Guilini, K., Rabaut, M., Vincx, M., Degraer, S., 2008. Ecological implications of the presence of the tube-building polychaete *Lanice conchilega* on soft-bottom benthic ecosystems. *Mar. Biol.* 154, 1009–1019. doi:10.1007/s00227-008-0992-1
- Vinn, O., 2011. The role of an internal organic tube lining in the biomineralization of serpulid tubes. *Carnets Géologie/Notebooks Geol.* 01, 13–16.
- Vinn, O., Kirsimäe, K., ten Hove, H. a, 2009. Tube ultrastructure of *Pomatoceros americanus* (Polychaeta, Serpulidae): implications for the tube formation of serpulids. *Est. J. Earth Sci.* 58, 148. doi:10.3176/earth.2009.2.05
- Watson, A.T., 1901. On the structure and habits of the polychaeta of the family Ammonocharidae. *J. Linn. Soc. London* 28, 230–260.
- Wells, R.M., Dales, R., Warren, L.M., 1981. Oxygen equilibrium characteristics of the erythrocrurin (extracellular haemoglobin) from *Owenia fusiformis* delle chiaje (Polychaeta: Oweniidae). *Comp. Biochem. Physiol. Part A Physiol.* 70, 111–113. doi:10.1016/0300-9629(81)90405-9
- Zhao, H., Sun, C., Stewart, R.J., Waite, J.H., 2005. Cement proteins of the tube-building polychaete *Phragmatopoma californica*. *J. Biol. Chem.* 280, 42938–42944. doi:10.1074/jbc.M508457200